



**Effet des étangs de barrage à vocation piscicole sur le
fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de
bassin dans des contextes environnementaux différents :
le cas des étangs de plaine en Lorraine**

Brian Four

► **To cite this version:**

Brian Four. Effet des étangs de barrage à vocation piscicole sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin dans des contextes environnementaux différents : le cas des étangs de plaine en Lorraine. Ecosystèmes. Université de Lorraine, 2017. Français. NNT : 2017LORR0009 . tel-01547449

HAL Id: tel-01547449

<https://theses.hal.science/tel-01547449>

Submitted on 26 Jun 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Université de Lorraine
Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits
Environnement (RP2E)
Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux
(URAFPA)

THESE

Présentée à l'Université de Lorraine pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Lorraine

Discipline : Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes

Présentée et soutenue publiquement le 3 février 2017 par

Brian FOUR

**Effet des étangs de barrage à vocation piscicole sur le
fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin
dans des contextes environnementaux différents.**

– Le cas des étangs de plaine en Lorraine –

Composition du jury

Rapporteurs	Joël Aubin	Ingénieur de recherche, INRA, Rennes
	Antoine Lecerf	Maître de Conférences, Université Paul Sabatier, Toulouse
Examineurs	Philippe Garrigues	Directeur de Recherche DR1, CNRS, Bordeaux
	Thierry Caquet	Directeur de Recherche DR1, INRA, Rennes
	Frances Yen Potin	Directrice de Recherche, INSERM, ENSAIA, Nancy
Directeur de thèse	Damien Banas	Professeur, Université de Lorraine, Nancy
Co-directrice de thèse	Marielle Thomas	Maître de Conférences, Université de Lorraine, Nancy

Effet des étangs de barrage à vocation piscicole sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin dans des contextes environnementaux différents.**– Le cas des étangs de plaine en Lorraine –**

La France compte de nombreux étangs (environ 251 000), construits le plus souvent par l'aménagement d'un barrage sur un cours d'eau de tête de bassin, dans des fonds de vallées argileux, pour la production de poissons. La Lorraine est une région riche en étangs et ces derniers sont le plus souvent localisés sur des cours d'eau temporaires dans des bassins versants agricoles et/ou forestiers. Ces cours d'eau ont un fonctionnement écologique basé sur l'intégration, par les réseaux trophiques détritiques, des ressources organiques allochtones. Or, les étangs constituent des zones lenticques biogènes : la matière organique (MO) autochtone (constituée entre autres par le plancton, les macrophytes, les fèces produits par le biote) peut modifier les équilibres – souvent fragiles – de ces écosystèmes aquatiques de tête de bassin. L'objectif de ce travail de thèse est d'étudier l'influence des étangs de barrage sur le recyclage et l'intégration de la MO allochtone et autochtone par les réseaux trophiques basaux aquatiques des cours d'eau de tête de bassin.

Premièrement, ce travail a porté sur l'étude de la décomposition des litières (et des communautés associées) en amont et en aval d'étangs localisés sur des bassins soit agricoles, soit forestiers. Nos résultats mettent en exergue l'intérêt de la prise en compte de l'occupation du sol sur le bassin versant pour appréhender au mieux l'effet des étangs sur les processus de décomposition des litières. Nous montrons ainsi que l'étang de barrage entraîne une diminution de la vitesse de décomposition des litières, en lien notamment avec une diminution de la biomasse fongique, uniquement dans les cours d'eau en milieu agricole. Sur les cours d'eau forestiers, ce sont essentiellement les communautés de macro-invertébrés qui semblent influencées, et de manière plus marquée qu'en milieu agricole, avec une diminution des taxons les plus sensibles aux pollutions organiques. Puis, nous avons cherché à préciser les processus de décomposition des litières dans les cours d'eau temporaires de tête de bassin versant entravés ou non par un étang. Notre choix s'est porté sur les cours d'eau en milieu forestier afin de limiter les effets confondants liés à d'autres perturbations humaines. Dans ces conditions, nos résultats montrent que la présence d'un étang tend à augmenter la vitesse de décomposition des litières. Cela serait dû à un meilleur conditionnement des litières et également à une modification des communautés de décomposeurs en aval de l'étang. En revanche, l'effet de l'étang sur l'intégration des ressources allochtones par les réseaux trophiques détritiques nécessite la prise en compte des conditions hydrologiques se présentant à l'aval du barrage. Il s'agit là d'un résultat original révélant que l'impact de l'étang est plus marqué sur les communautés de décomposeurs et sur leur action de dégradation des litières lorsque le cours d'eau passe en régime permanent à l'aval de l'étang. Enfin, nous nous sommes intéressés à la modification des niches trophiques à partir de l'étude des signatures isotopiques des communautés de macro-invertébrés de cours d'eau entravés ou non par un étang. Nos résultats montrent que l'étang influence majoritairement les signatures isotopiques des biofilms et des matières en suspension. En lien avec cette observation, nous remarquons que les niches isotopiques des différentes guildes trophiques de macro-invertébrés sont modifiées à l'aval de l'étang. Ce résultat souligne ainsi que l'ensemble des guildes trophiques ici étudiées consomment et intègrent les ressources autochtones produites au sein même de l'étang.

Pour résumer, ce travail a mis en évidence les interactions complexes entre étang et cours d'eau de tête de bassin. Il souligne de fait la nécessité de prendre en compte l'occupation du sol sur les bassins versant et le régime hydrologique du cours d'eau pour conclure sur l'effet de l'étang sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin.

Mots clés : *Plan d'eau ; décomposition des litières ; invertébrés ; fonctionnement des hydrosystèmes ; isotopes stables*

Extensive fishpond dam effects on ecological headwater stream functioning in different environmental contexts**– A case study of fishpond dams in the Lorraine plain –**

In France there are more than 250,000 ponds. Most often, they are dam reservoirs constructed on headwater streams in clay valleys for fish production and thus named fishponds. In Lorraine region, most of the numerous fishponds are located on temporary streams (*i.e.* periodically dry during summer time) in agricultural and/or forested catchments. These streams have an ecological functioning based on the integration of allochthonous organic matter (OM) resources by the basal detrital food webs. Yet, fishponds constitute biogenic lentic systems that favor autochthonous OM production (*e.g.* plankton, macrophytes, faeces). Consequently, fishponds could disrupt the fragile balances in these headwater stream ecosystems. The goal of my thesis was to study the effect of fishpond on the recycling and the integration of allochthonous and autochthonous OM by the aquatic food webs within headwater streams.

First, we studied the litter decomposition (and the associated communities) between upstream and downstream fishponds located in agricultural or forested catchments. Our results indicate the needs to take into account the catchment land uses to grasp the fishpond effect on litter decomposition. We found that in agricultural catchments fishponds lead to a decrease of the litter breakdown rate in association with a fungal biomass decrease. In forested catchments, the macro-invertebrate assemblages are more affected than in agricultural catchments, showing a decrease of the most sensitive taxa to organic pollution. Secondly, we focused on litter processes in temporary headwater streams hampered or not by a fishpond. To this end, we worked on forest streams to exclude confounding anthropogenic effects. In this environment our results indicate that the presence of a fishpond tends to increase litter breakdown rate. It can be related with a better litter conditioning and to the shredder assemblage's modification downstream from the fishpond. Furthermore, fishpond effect on the integration of allochthonous resources by food webs was found to be highly dependent on hydrological conditions downstream from the fishpond. This original result highlights that the impact of the fishpond seems to be greater on the shredder assemblages and on their litter breakdown activities when the stream show important hydrological modifications (*i.e.* become permanent downstream from the fishpond). Finally, in order to analyze the modification of trophic niches, we studied benthic macroinvertebrate isotopic signatures in streams hampered or not by a fishpond. Our results indicate that fishpond mainly influenced the isotopic signatures of biofilms and suspended OM. In line with this result, isotopic niches of the different macro-invertebrate trophic guilds are also modified downstream from the pond. Consequently we may suggest that all the studied trophic guilds consume and integrate autochthonous resources produced into the fishpond.

In summary, our work highlights complex interactions between fishpond and headwater streams and underlines the needs to take into account the catchment land use and the stream hydrology before concluding on the fishpond effect on stream functioning.

Keyword: *barrage fishpond; shallow lake; litter decomposition; invertebrates; hydrosystem functioning; stable isotopes*

Remerciements

Me voici à l'étape ultime des remerciements qui sonne la fin de cet intense moment de vie qu'aura été cette thèse. Intense car rempli de rencontres, d'aventures, de dialogues, d'apprentissages (autant d'un point de vu professionnel que personnel), de joies, de rires, d'énormes moments de craquage lors des soirées de travail au labo ou à l'extérieur ("oui oui, c'est long à confectionner les filets à litière, n'est-ce pas les copains ?! ; on s'accorde un apéro-pizza bien mérité") mais aussi sur la fin, de doutes, de stress (il aura finalement fallu attendre la thèse pour commencer à stresser) et finalement de plaisir au moment de déposer ce manuscrit qui n'est finalement que l'aboutissement d'un grand nombre de collaborations.

Ce travail n'aurait effectivement jamais pu se faire sans le soutien de nombreuses personnes dont la générosité et l'intérêt manifestés à l'égard de mes recherches m'ont permis de progresser et d'atteindre enfin le grade tant attendu de « docteur ».

Ainsi, je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse Damien Banas et ma co-directrice de thèse Marielle Thomas pour leurs conseils, la confiance et l'autonomie qu'ils m'ont accordé durant cette thèse, ainsi que leur travail pour la direction, la relecture et les corrections des différents manuscrits que j'ai rédigés.

Damien, je te remercie d'avoir cru en moi et de m'avoir coaché (avec Olivier Dangles) dès le début de ce projet. Cela m'a permis d'avoir la chance de conduire ces recherches sur les étangs qui me tiennent tant à cœur. Je te remercie également de m'avoir fait partager ton réseau afin de me permettre de mener dans les meilleures conditions cette thèse. Je te souhaite le meilleur pour le futur. Dépêche-toi de te rétablir afin que l'on se remette « sérieusement » au sport 😊 !

Marielle, je te remercie pour le temps passé à mes côtés sur le terrain, mais aussi au laboratoire à trier les feuilles et les invertébrés. Merci également de m'avoir accompagné au SEFS. Et surtout, un grand merci pour ta grande disponibilité, tes nombreux commentaires constructifs et ton respect sans faille des délais serrés de relecture.

Je tiens également à remercier vivement mes rapporteurs Joël Aubin et Antoine Lecerf pour m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de cette thèse. J'espère que vous apprécierez ce travail et je vous remercie par avance pour vos remarques et conseils avisés à titre d'experts afin de tirer le meilleur de ce travail. Un grand merci également à Thierry Caquet et Philippe Garrigues d'être examinateurs lors de ma soutenance.

Je tiens ensuite à remercier l'ensemble des membres de mon comité de thèse Thierry Caquet, Eric Chauvet, Michaël Danger, Olivier Dangles, Marie-Elodie Perga et Bernd Zeller pour avoir accepté de suivre ce travail et surtout de partager leurs savoirs scientifiques concernant leurs thématiques de prédilection afin de me permettre de progresser, de renforcer mes compétences scientifiques et donc d'apporter une certaine qualité à ce travail. Merci pour votre accessibilité et votre disponibilité pour me promulguer des conseils judicieux sur les expérimentations, me proposer des participations aux journées du GdR « écologie trophique » et au projet « the 1000 intermittent rivers », des relectures d'articles ou de projet. Un remerciement particulier à Mic pour l'ensemble de ton travail sur cette thèse. Même si tu n'as pas eu officiellement le titre de co-directeur de thèse, il aurait été largement justifié ! Ton encadrement et tes remarques m'ont vraiment permis d'améliorer la qualité de ces travaux.

Un grand merci également aux instances sans qui ce travail n'aurait pu voir le jour. Merci donc à L'INRA (Contrat Jeune Scientifique) de m'avoir fait confiance et d'avoir accepté ma candidature, il y a maintenant plus de trois ans. Cela m'a permis de mener ce projet de recherche durant la thèse et de poursuivre en post doctorat en Equateur afin de continuer à apprendre les rouages de la recherche aux côtés d'Olivier Dangles et de Rafael Cárdenas. Un remerciement particulier pour Erwin Dreyer, président du centre de Champenoux qui a également soutenu le projet et défendu la thématique de recherche sur les étangs en amont de cette thèse.

Merci également à l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, la Zone Atelier Moselle, et le Conseil départemental de Moselle pour leur support financier et également pour m'avoir permis de présenter mes résultats ; un immense merci aux pisciculteurs, aux membres du domaine de Lindre, aux gestionnaires forestiers d'avoir accepté de travailler avec nous et de nous avoir laissés les accès nécessaires pour conduire l'ensemble des expériences de terrain.

Par ailleurs, je remercie grandement tous les membres de l'Unité de Recherche Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux qui ont vivement contribué à ce travail. Merci Guido Rychen et Pascal Fontaine pour votre accueil amical au sein du laboratoire et de l'équipe Domestication en Aquaculture Continentale. Merci également à Catherine Larrière et Patricia Erndt pour votre sympathie et votre efficacité en ce qui concerne la gestion administrative. J'en profite également pour remercier Christine Fivet (Ecole Doctorale RP2E) pour la gestion administrative au sein de l'école doctorale.

Cette thèse a nécessité énormément de travail de paillasse (préparation des filets, tri et détermination des invertébrés, extractions et dosages). Aussi, je souhaite m'empresse

d'adresser de chaleureux remerciements à celles et ceux qui y ont participé à toute heure de la journée, du soir et des week-ends. Merci donc aux techniciennes de l'URAFPA : Paméla, Claire et Catherine; aux collègues : Marielle, Damien, Alain P., Juliette, Amine, Maud, Emilie et surtout je n'oublie pas les stagiaires : Amandine, Pauline, Romain, Eva, Audrey, Ywen et Benjamin qui, aux travers de leurs stages de durées plus ou moins longues, m'ont permis de réaliser l'ensemble de ces expérimentations.

Ce travail de paillasse n'aurait lui-même pas pu voir le jour sans les grosses journées sur le terrain par des conditions météo pas toujours évidentes (oui oui, quand il gèle et que le café est déjà tiède à 10h, heureusement que les « jésuites » sont là !). Un grand merci donc à tout ceux qui m'ont accompagné et qui m'ont fourni une aide précieuse : Evelyne et Alain I., sans qui le terrain aurait été beaucoup moins drôle et agréable : les FAT pique-niques pour subsister au froid polaire de la Lorraine, les astuces à la MacGyver d'Alain, les GROS gants bien chauds d'Evelyne sans lesquels mes doigts seraient restés dans le fond des cours d'eau, également sa super playlist (Synapson il n'y a rien de mieux pour garder le moral) et surtout l'ENORME travail que vous avez réalisé ; Ne changez rien vous avez été parfaits! Je n'oublie pas tous les autres qui m'ont également aidé lors de ces sorties terrain : Marielle, Damien, Dominique, Paméla, Maud, Amine, Juliette et Pauline.

Merci également à l'ensemble du staff de la plateforme PTEF de l'INRA de Champenoux qui m'ont permis de réaliser dans les meilleures conditions les expérimentations isotopiques. Un remerciement particulier à Nicolas Angeli pour la collaboration. Je souhaite également remercier le LIEC et plus particulièrement Mic et Aurélie Cébron qui m'ont permis de réaliser les extractions et dosages sur les hyphomycètes et les bactéries, mais aussi Jonathan Bouquerel pour la formation accélérée sur les macro-invertébrés benthiques.

D'une manière plus générale et pour sortir du cadre de la thèse et du travail à proprement parlé, mon arrivée à Nancy a été l'occasion de très chouettes rencontres. Tout d'abord, je ne peux que commencer par Maud et Didier mes compagnons de bureau (de galère) avec lesquels ce fut un immense plaisir de le partager. Maud, j'ai vraiment passé trois superbes années en ta compagnie. Ça aurait sûrement été beaucoup plus difficile sans ton soutien durant ces très longues journées de travail. Ta bonne humeur, tes rires, tes craquages au laboratoire comme à l'extérieur ont égayé mes journées. Ne change rien c'était au poil... Maintenant docteur je te souhaite tout le meilleur ! Tu es une énorme bosseuse, alors tu le mérites bien ! Didier, quant à toi je te remercie énormément pour les sorties « sportives » qui m'auront permis de garder la forme et de souffler tout au long de cette thèse. Merci aussi

pour les discussions passionnées sur « ton île », La Réunion, qui m'auront fait voyager l'espace de quelques instants ! Mes remerciements vont aussi à Tatařana et Amine collègues thésards...euh, que dis-je les copains^^, avec qui j'ai passé d'excellents moments aussi bien studieux que festifs ! Je n'oublie pas non plus les autres amis rencontrés ici, Yann, Evelyne (allez j'en remets une couche ☺), John-Basile, Franz', Sabine, Doudou, Aline, Daniel, Juliette, Matthieu, Jenny et Geoffrey qui m'ont permis de souffler à l'occasion des multiples sorties (parfois interminables) dans les rues de Nancy ou d'ailleurs, les apéros improvisés, les balades vosgiennes ("Ohhhh la belle tourbière !") et les sorties « jardinage ». Merci Yann pour le lopin de terre, ce fût un plaisir de pouvoir cultiver mes petits légumes et également merci de me garder les petites bêtes maintenant que je pars pour l'autre bout du monde !! J'espère vraiment pouvoir vous recroiser bientôt... Merci aussi à Jérôme pour l'apprentissage du jonglage dans la baie du Mont-Saint-Michel (ce n'était pas vraiment gagné d'avance)! Un petit clin d'œil également à « petit Bichounet » et Pierre pour l'invitation en Nouvelle-Zélande. Même si le voyage n'était pas de tout repos, il m'a largement permis de souffler et de profiter de paysages sublimes. En pensant aux copains, je ne peux bien sûr pas oublier tous les autres (copains d'enfance, de prépa et d'école ainsi que les normands) qui n'étaient pas ou plus sur Nancy et auxquels je n'ai pas eu beaucoup de temps à accorder durant ces trois années de thèse. J'espère que l'on va enfin pouvoir se rattraper !

Mes remerciements vont ensuite à ma famille, ma mère, mon père et ma sœur pour leurs encouragements, leur soutien de tous les instants et leur tendresse. Mes chers parents, merci d'avoir repris l'étang familial et d'essayer de le gérer dans les meilleures conditions possibles. Même si je suis toujours en train de ronchonner, vous faites cela déjà très bien... Simplement, papa, s'il-te-plaît laisse tranquilles les petites bêtes et maman, non non, nous n'allons pas tout couper, nous ne sommes pas dans le jardin !

Enfin, j'adresse mes remerciements tout particulier à celle qui partage ma vie (parfois pas très drôle de thésard), Lili « Chouks ». S'il est classique de terminer les remerciements par la personne que l'on aime, c'est en les écrivant qu'on mesure réellement à quel point cette attention compte. Partager la vie d'un thésard n'est pas toujours facile : le quotidien en pâtît, des compromis sont nécessaires et il faut envisager l'avenir différemment... Lili un grand merci d'avoir accepté de me suivre en Equateur pour la prochaine étape qu'est maintenant le post doctorat. Mais surtout, merci pour ton soutien permanent et ton aide pour la relecture du manuscrit, durant ces (presque) trois dernières années particulièrement ces derniers mois et encore plus ces derniers jours. Merci d'être à mes côtés, l'aventure continue !

Table des matières

PRÉAMBULE.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	7
1 Caractéristiques des hydrosystèmes dulcicoles et enjeux	8
2 Enjeux liés aux étangs de barrage sur les cours d'eau de tête de bassin.....	9
ÉTAT DE L'ART	11
1 Les hydrosystèmes lotiques dulcicoles : concepts généraux	12
2 Les cours d'eau de tête de bassin versant.....	16
2.1 Définition des cours d'eau de tête de bassin	16
2.2 Des cours d'eau aux statuts juridiques limités	17
2.3 Les cours d'eau de tête de bassin des milieux particuliers.....	17
2.3.1 Une hydrologie fortement dépendante du climat.....	17
2.3.2 Une faune et une flore adaptées au fonctionnement hydrologique	18
2.3.3 Des systèmes fortement dépendants des apports allochtones.....	19
2.3.4 Multifonctionnalité des cours d'eau de tête de bassin.....	21
3 Fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin versant	23
3.1 Fonctionnement trophique basé sur l'intégration des ressources allochtones	23
3.2 Les étapes du processus de décomposition des litières	25
3.3 Organismes impliqués dans la décomposition des litières.....	26
3.3.1 Les bactéries.....	26
3.3.2 Les hyphomycètes aquatiques.....	27
3.3.3 Les macro-invertébrés benthiques	28
4 L'étang de barrage à vocation piscicole extensive : d'un outil de production créé par l'Homme vers une production autotrophe de matière organique abondante.....	32
4.1 Définition, caractéristiques et types d'étangs	32
4.2 L'étang de barrage, un système d'élevage géré extensivement pour la production de poissons.....	35
4.3 L'étang, un système favorable à la production autochtone : vers l'autotrophie du milieu	39

5	L'étang de barrage, un système anthropique : conséquences pour les cours d'eau de tête de bassin	40
5.1	L'anthropisation des cours d'eau : introduction	40
5.2	Les étangs : des écosystèmes reconnus pour la multitude de services écosystémiques rendus	44
5.3	Les étangs de barrage : des systèmes de remédiation pour la qualité des eaux de surface.....	46
5.4	Les étangs de barrage : point de rupture du continuum écologique et fonctionnel ?	47
6	Présentation du site d'étude et recensement des pressions anthropiques sur les bassins versants.....	51
	QUESTIONS DE RECHERCHE ET ENJEUX DE LA THÈSE	53
	CHAPITRE I : INTÉRÊT DE CONSIDÉRER L'OCCUPATION DU SOL POUR APPRÉHENDER L'EFFET DE L'ETANG.....	58
1	Abstract	61
2	Introduction.....	61
3	Materials and Methods.....	63
3.1	Study area	63
3.2	Study sites	65
3.3	Water physical and chemical parameters.....	69
3.4	Leaf decomposition.....	71
3.5	Fungal biomass	72
3.6	Benthic invertebrates.....	72
3.7	Data analysis	73
4	Results.....	74
4.1	Water physical and chemical parameters.....	74
4.2	Leaf litter breakdown.....	75
4.3	Fungal biomass	77
4.4	Macroinvertebrate communities.....	77
5	Discussion.....	80
5.1	Effect of land use on headwater stream functioning.....	81

5.2	Effect of barrage fishponds on the ecosystem functioning of headwater streams.....	82
6	Conclusion.....	87
7	Acknowledgments.....	87
CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES AU NIVEAU DES COURS D'EAU TEMPORAIRES		88
1	Abstract.....	90
2	Introduction.....	90
3	Materials and methods.....	93
3.1	Study sites.....	93
3.2	Leaf litter breakdown.....	98
3.3	Microorganisms: fungal and bacterial molecular densities	99
3.4	Shredder communities	100
3.5	Data analysis.....	100
4	Results.....	102
4.1	Leaf litter breakdown.....	102
4.2	Microbial gene densities	104
4.3	Shredders	105
4.4	Categorical and biological factors associated with leaf litter breakdown.....	109
5	Discussion.....	110
5.1	Is the presence of a fishpond important for temporary headwater stream functioning?	110
5.2	Longitudinal gradient and flow continuity as important drivers of litter breakdown in small temporary headwater streams impacted by fishponds	113
6	Acknowledgements	115
CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU DE TÊTE DE BASSIN VERSANT		116
1	Abstract.....	118
2	Introduction.....	118
3	Methods.....	120
3.1	Study sites.....	120

3.2	Sample collection and processing.....	123
3.3	Data analysis.....	124
4	Results.....	127
4.1	Differences in the invertebrate assemblages among sites.....	127
4.2	Differences in the isotopic signatures of resources and consumers among sites.....	128
4.3	Variation of isotopic diversity and isotopic trophic niches of the macro-invertebrate communities among sites	132
4.4	Variations in resources use by macroinvertebrate functional feeding groups among sites	135
5	Discussion.....	137
6	Acknowledgement.....	139
	SYNTHÈSE, LIMITES ET PERSPECTIVES.....	140
1	Rappel des objectifs de la thèse.....	141
2	Effets des étangs sur le fonctionnement écologique de cours d'eau de tête de bassin ...	142
2.1	Effets de l'étang sur le compartiment abiotique	142
2.2	Effets des étangs sur le compartiment biotique.....	144
2.2.1	Effets des étangs sur les communautés fongiques et bactériennes	144
2.2.2	Effets des étangs sur les communautés de macro-invertébrés benthiques.....	145
2.3	Implication des modifications abiotiques et biotiques sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin	148
3	Effets des étangs sur le fonctionnement écologique des cours d'eau : de cas particuliers à une généralisation possible ?.....	153
3.1	L'étang et son contexte environnemental : des effets contrastés.....	153
3.2	L'étang et la gestion des digues : des fuites aux modifications profondes du fonctionnement écologique.....	153
3.3	Une classification à affiner pour limiter les effets des étangs sur le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin.....	154
4	Pertinence et limites des indicateurs utilisés.....	155
5	Perspectives.....	157

TABLE DES MATIÈRES

5.1	Approches complémentaires pour affiner et quantifier l'effet des étangs sur les flux d'énergie dans les écosystèmes lotiques de tête de bassin.....	157
5.2	Approche complémentaire pour valider et généraliser les résultats de cette thèse	158
6	Bilan	159
LISTE DES FIGURES		160
LISTE DES TABLES		166
ANNEXES		168
BIBLIOGRAPHIE		183
VALORISATION SCIENTIFIQUE DES TRAVAUX DE THÈSE		206

PRÉAMBULE

Relation structure - fonction des écosystèmes : intérêt et enjeux du fonctionnement des écosystèmes

❖ De la structure d'un écosystème à son fonctionnement

Un écosystème est constitué d'une biocénose, c'est-à-dire un ensemble d'êtres vivants (animaux et végétaux) et de son biotope, c'est-à-dire les composantes physiques et chimiques qui interagissent dans une aire géographique donnée. Au sein de cet écosystème, la biosynthèse (production de matière organique à partir d'éléments minéraux et d'énergie) et la biodégradation de la matière organique sont deux processus majeurs. Les écosystèmes sont de fait des objets bio-physico-chimiques qui peuvent être caractérisés par une organisation structurelle et une dynamique fonctionnelle (Figure 1). Dans ces systèmes, le biotope, caractérisé par l'ensemble des conditions hydrologiques, géologiques, chimiques et climatiques, va donc être l'élément permettant de déterminer la quantité de minéraux, d'eau et d'énergie solaire nécessaire au support de la vie. L'énergie solaire transformée en énergie chimique, est la source d'énergie qui, par l'intermédiaire de la photosynthèse (réalisée par les producteurs primaires autotrophes), va permettre le passage du monde minéral au monde organique par l'intermédiaire de la boucle autotrophe.

A l'inverse, la boucle hétérotrophe va permettre, par l'intermédiaire des détritivores et des décomposeurs, la biodégradation de la matière organique et donc le recyclage d'une partie des éléments minéraux du milieu.

La biocénose est donc primordiale car elle permet les flux de matière et d'énergie dans l'écosystème. Ainsi, les organismes sont reliés entre eux par des interactions trophiques (p. ex. que consomment-ils et par qui sont-ils consommés ?). La biocénose ne se résume donc pas à une liste de taxons mais également aux interactions alimentaires qui existent entre ces différents taxons, ce qui va *a fortiori* façonner le milieu dans lequel ces taxons évoluent et par conséquent le biotope. De plus, comme les taxons ont des régimes alimentaires plus ou moins spécialisés, ceux-ci ne vont pas pouvoir consommer l'ensemble des organismes présents dans l'écosystème. C'est sur ce principe des interactions entre les organismes et leur milieu en lien avec les caractéristiques éco-physiologiques des divers taxons que les écologues ont développé le concept de diversité fonctionnelle (Violle *et al.*, 2007). Ce concept permet d'élargir la compréhension du rôle de la biodiversité vis-à-vis du maintien des fonctions d'un écosystème en s'attachant à l'étude des traits fonctionnels des espèces présentes dans le milieu et qui vont pouvoir l'influencer. Dès lors, on comprend qu'au-delà de la biodiversité spécifique, c'est la

biodiversité fonctionnelle qui va être un élément fondamental dans le maintien des fonctions de l'écosystème.

D'autre part, comme il a été mesuré que d'un niveau trophique à un autre (entre un consommateur et sa nourriture), il y a une perte très variable et importante de l'énergie (pouvant dépasser 90 %) chaque niveau trophique va donc être dépendant de la productivité du niveau inférieur (Lindeman, 1942). C'est donc la quantité et la qualité des nutriments intégrés dans le réseau trophique (chaîne alimentaire), qui vont définir l'énergie et les nutriments disponibles pour les consommateurs d'un niveau trophique donné (Fisher et Likens, 1973 ; Webster et Meyer, 1997 ; Marcarelli *et al.*, 2011).

Pour finir, le biotope d'un milieu donné est en interrelation avec les milieux voisins avec lesquels il échange entre autres de la matière organique, minérale et de l'eau. Ainsi, dans un écosystème, la disponibilité des éléments minéraux et organiques dépend de la richesse du milieu considéré et de l'importance des flux de matières et d'énergie avec les écosystèmes voisins.

De fait, le fonctionnement écologique des milieux est un élément majeur pour le recyclage des ressources naturelles, les échanges et les transferts de matières d'un écosystème à un autre. Ces derniers sont indispensables pour l'ensemble des organismes vivant sur notre planète, y compris pour l'espèce humaine (Naeem et Loreau, 2002).

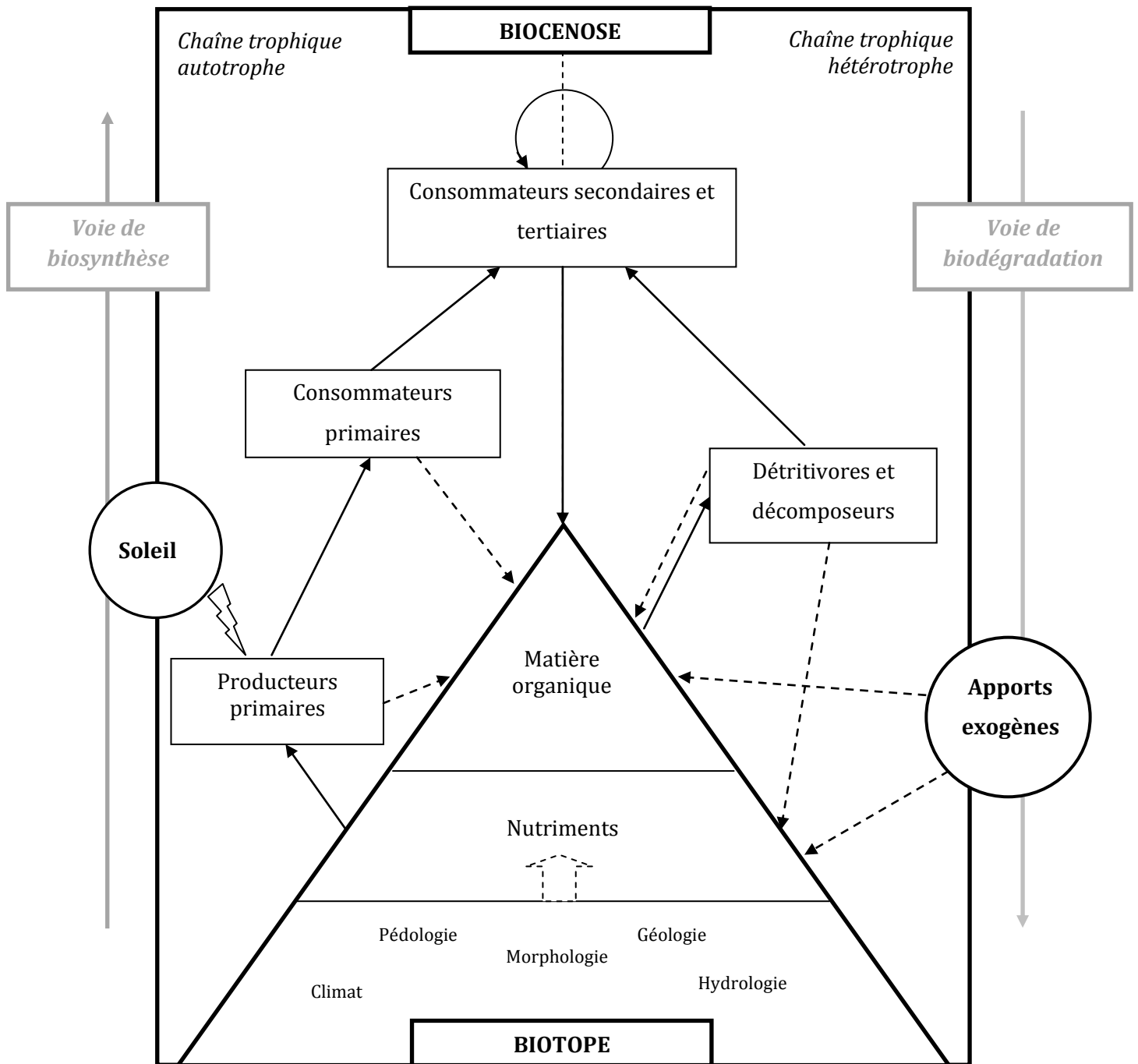


Figure 1. Schéma simplifié de l'organisation structurale et des relations dynamiques qui existent au sein d'un écosystème théorique. L'accent est mis sur les interactions qui existent entre les différents compartiments de l'écosystème ainsi que les différents groupes de producteurs, consommateurs et détritivores de l'écosystème. Ces interactions sont schématisées par des flèches pleines noires qui signifient « sont utilisés par ». Les flèches en pointillés quant à elles signifient « fournissent des ressources ».

❖ Du fonctionnement des écosystèmes au recyclage de la matière

Chaque année, par l'intermédiaire d'activités physiques et métaboliques de l'ensemble de la biocénose de la planète, le fonctionnement des écosystèmes permet le recyclage et le transfert de plusieurs centaines de millions de tonnes d'éléments à travers l'atmosphère, l'hydrosphère et la lithosphère (Naeem *et al.*, 2002).

Ce processus est de fait dépendant du nombre d'interactions alimentaires effectives entre les organismes qui vont déterminer sa stabilité (Montoya *et al.*, 2009) mais surtout par l'intensité de ces interactions qui déterminent le flux de matière et d'énergie dans l'écosystème.

Ainsi, la caractérisation (nombre d'interactions possibles et/ou effectives) et la quantification de ces interactions alimentaires entre les organismes et leur biotope (flux de matières et d'énergie) sont des éléments déterminants pour évaluer « l'état de santé » d'un écosystème d'un point de vue écologique (Gessner et Chauvet, 2002 ; Srivastava et Vellend, 2005 ; Castela *et al.*, 2008 ; Masese *et al.*, 2014). Cet état de santé des écosystèmes est d'autant plus nécessaire à appréhender, que c'est grâce à l'ensemble de ces transferts de matière et d'énergie dans les systèmes (également appelés processus biogéochimiques) que la fertilité, la qualité, et par la suite la diversité des ressources biologiques et trophiques des milieux sont assurées (Christensen *et al.*, 1996; Srivastava et Vellend, 2005 ; Schlesinger, 2013).

Ainsi, le bon fonctionnement des écosystèmes permet le maintien de multiples fonctions tels que la disponibilité et le recyclage des ressources trophiques et donc des services écologiques rendus par les écosystèmes (également appelés services écosystémiques ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Il en résulte donc un enjeu majeur quant au maintien du fonctionnement des écosystèmes.

❖ Impact de l'Homme sur le fonctionnement des écosystèmes : vers des changements globaux, constats et enjeux de société

Il est maintenant bien documenté que nombre d'activités humaines participent ou vont entraîner de manière quasi inéluctable des altérations sur le fonctionnement des écosystèmes de la planète que l'on regroupe sous le terme de changements globaux (p. ex. Vitousek *et al.*, 1997 ; Chapin *et al.* 2000 ; IGBP-GCTE, 2000 ; Mooney et Canadell, 2001 ; Steffen *et al.*, 2004). Ces changements globaux incluent notamment des bouleversements de la composition de l'atmosphère (avec p. ex. augmentation des gaz à effet de serre et des micropolluants volatils), une augmentation des composés réactifs azotés dans la biosphère, des changements climatiques, une modification du paysage, des destructions d'habitats ainsi qu'une augmentation du nombre d'invasions biologiques et de leurs impacts, une augmentation du taux d'extinction des espèces (Adams et Wall, 2000 ; Steffen *et al.*, 2004). Cette dernière est d'ailleurs relatée par certains

auteurs comme la crise d'extinction d'espèces la plus importante et rapide que la Terre n'ait jamais connue (Pimm *et al.*, 1995 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Les proportions et la magnitude des changements dus aux activités anthropiques ont conduit le prix Nobel Paul Crutzen (2002) à dire que la Terre est entrée dans une nouvelle aire géologique, celle de l'Anthropocène. Dans cette dernière, l'Homme a une position centrale et impacte l'ensemble des processus biogéochimiques de la planète.

Au travers des changements globaux, c'est donc le fonctionnement des écosystèmes et par conséquent, les services écosystémiques rendus qui risquent d'être fortement altérés (p. ex. Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Cardinale *et al.*, 2012).

Face à ce constat alarmant, la compréhension du rôle de la biodiversité (spécifique et fonctionnelle) dans le fonctionnement des écosystèmes s'est avérée être au cœur des recherches en écologie depuis le milieu du XXème siècle. Ainsi, aujourd'hui, un des réels défis pour les scientifiques est de comprendre le fonctionnement des écosystèmes et les modifications dues à l'anthropisation des milieux.



INTRODUCTION GÉNÉRALE

1 Caractéristiques des hydrosystèmes dulcicoles et enjeux

Bien que les écosystèmes aquatiques continentaux (eau douce de surface) représentent moins d'un pourcent de l'hydrosphère sur la Terre, ce sont des milieux très diversifiés qui ont un rôle essentiel dans le recyclage de l'eau et dans la dynamique des éléments chimiques et minéraux sur la planète. Ces milieux peuvent être regroupés en deux grandes catégories que sont les systèmes lenticques et les systèmes lotiques en fonction du renouvellement de leurs eaux¹. Les milieux lenticques ont une origine naturelle comme nombre de zones humides ou bien anthropique comme par exemple les étangs.

La diversité de caractéristiques physiques mais aussi chimiques détermine ainsi une multitude d'habitats, lesquels jouent un rôle primordial dans le maintien et la reproduction d'une faune et d'une flore souvent riches et parfois menacées. On estime que les habitats des hydrosystèmes dulcicoles abritent plus de 126 000 espèces animales à ce jour recensées (dont 15 000 espèces de poissons, 4 300 d'amphibiens, 5 600 d'odonates et 5 000 de mollusques) et 2 600 espèces de macrophytes dans le monde (IUCN, 2016). Du fait de leur faible représentation surfacique à l'échelle du globe et de la biodiversité qu'ils renferment, les hydrosystèmes dulcicoles représentent des enjeux environnementaux majeurs.

De plus, au-delà du rôle de conservation de la biodiversité aquatique, une grande partie des espèces terrestres dépend fortement de ces milieux, ne serait-ce qu'au travers de la fourniture en eau. De fait, la quantité mais également la qualité (au sens le plus englobant du terme) des milieux dulcicoles et donc leur état de conservation sont des éléments essentiels dans le maintien de leurs fonctions épuratrices naturelles des eaux de surface. D'ailleurs, en France, sur les 18,5 millions m³.j⁻¹ d'eau prélevée pour la production d'eau potable dans l'environnement, un tiers est directement prélevé au niveau des eaux de surface (p. ex. en 2007, les captages dans les ruisseaux, fleuves et rivières représentaient 66,9 % des volumes prélevés au niveau des eaux superficielles ; Ministère de la Santé-DDASS-SISE-Eaux, 2007). De plus, la quantité et la qualité de ces milieux seraient également nécessaires pour limiter le risque d'inondation. En effet, parmi les facteurs multiples responsables du risque d'inondation, une mauvaise gestion des hydrosystèmes dulcicoles sur l'ensemble des bassins versant est également à considérer. Par exemple, le recalibrage des cours d'eau ou encore le drainage des zones humides, en plus d'entraîner une perte de diversité d'habitats, entraînent une diminution de la capacité de rétention d'eau des hydrosystèmes dans les bassins versants et également une augmentation des

¹ Les systèmes sont dit lenticques lorsque le temps de renouvellement de l'eau est lent et lotiques lorsque le temps de renouvellement de l'eau est rapide. Les écosystèmes aquatiques « lotiques » regroupent donc les ruisseaux, les rivières c'est-à-dire tous les systèmes dont les eaux sont mises en mouvement sous la contrainte de la morphologie des territoires qu'elles traversent. Tandis que les écosystèmes aquatiques « lenticques » regroupent les lacs, les marais, les étangs, les mares, les réservoirs et également les zones humides (tourbières, plaines inondables, etc.). Ces derniers sont caractérisés par un temps de résidence hydraulique important, ce qui signifie que le renouvellement de l'eau est assez faible dans ces milieux.

vitesses de transfert de l'eau vers les points les plus en aval. Tout cela peut favoriser des inondations non contrôlées lors d'épisodes pluvieux majeurs. Par conséquent, ces milieux représentent également un enjeu social et économique fort vis-à-vis de la durabilité de la ressource en eau potable et de la protection de la population.

Pourtant, à l'échelle de la planète, une grande partie de ces hydrosystèmes sont aujourd'hui dégradés et n'assurent plus l'ensemble de leurs fonctions sous l'effet de nombreuses pressions anthropiques (Karr, 1991). Ces dernières sont notamment en lien avec l'agriculture, les activités industrielles, les rejets urbains, la production d'électricité, ou encore les politiques d'aménagement du territoire. Ainsi, une prise de conscience récente des pouvoirs publics sur les enjeux majeurs liés à la qualité de ces écosystèmes (Freshwater biodiversity Unit, IUCN, 2016) pour la durabilité de la ressource en eau les ont conduits, en Europe, à la rédaction de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) 2000/60/CE. Cette dernière incite les états membres, au travers d'une politique communautaire, à protéger et restaurer les masses d'eau des perturbations liées aux activités humaines (pollutions chimiques, détérioration physique des habitats, modification des communautés aquatiques), en respectant un échéancier précis fixé à 2015 (dérogations possibles jusqu'en 2021 ou 2027).

Mais, pour protéger ou restaurer les masses d'eau, il faut dans un premier temps identifier les sources de dégradation, leurs impacts sur les milieux concernés avant de pouvoir proposer des mesures de protection et/ou de restauration. D'une part, l'enjeu scientifique réside dans le fait de proposer rapidement des outils permettant de réaliser des diagnostics écologiques solides sur les hydrosystèmes et les perturbations associées. D'autre part, il s'agit d'identifier des solutions qui s'imposent pour protéger durablement les ressources en eau.

Les cours d'eau de tête de bassin versant (d'ordres 1 à 3 selon Strahler, 1957) de par leur petite taille (largeur, débit, etc.) et de leur nombre important en comparaison des rivières d'ordres supérieurs sont également soumis et sensibles aux perturbations d'origine anthropique (Barmuta *et al.*, 2009).

2 Enjeux liés aux étangs de barrage sur les cours d'eau de tête de bassin

Parmi les systèmes d'origine anthropique identifiés comme un frein au bon état écologique des cours d'eau de tête de bassin, les étangs de barrage de production piscicole extensive construits sur des cours d'eau de tête de bassin versant (BV) sont décriés pour la rupture de la continuité écologique et sédimentaire qu'ils induisent (ONEMA, 2010 ; European Environment Agency, 2012).

Les étangs sont des plans d'eau répandus à l'échelle nationale puisque Bartout et Touchart (2013) estiment leur nombre à plus de 251 000 pour une superficie totale de 260 000 ha ; la plupart étant réalisée par la création d'un barrage sur des cours d'eau de tête de bassin. Ainsi, de par leur nombre, les surfaces qu'ils représentent et leur localisation, l'enjeu environnemental sur les cours d'eau de tête de bassin est donc relativement important. Même si cela semble contradictoire, la littérature concernant les effets des barrages (et donc des étangs) sur le fonctionnement des hydrosystèmes lotiques de tête de bassin est très limitée notamment lorsque ceux-ci sont temporaires (Datry *et al.*, 2011). Les études réalisées se sont jusqu'alors plutôt focalisées sur le compartiment abiotique (p. ex. Banas *et al.*, 2002a, 2008; Gaillard *et al.*, 2016ab).

Pourtant, ces systèmes sont pour la plupart anciens, leur construction datant du moyen âge. Ils étaient alors construits dans le but d'assurer une production de poissons suffisante pour la population. Aujourd'hui, une grande partie de ces systèmes est toujours utilisée pour la production de poissons selon un mode de gestion essentiellement extensif. Par ailleurs, des études récentes ont permis de mettre en évidence de nombreux services écosystémiques rendus par ces systèmes de production (Aubin *et al.* 2014 ; Gaillard *et al.*, 2016a et b) qui seront explicités dans la suite du document.

Malgré cela et du fait d'un manque de connaissances sur le fonctionnement de ces systèmes et notamment aux interfaces avec les hydrosystèmes lotiques sur lesquels ils sont implantés, ils subissent aujourd'hui un changement de regard sous l'impulsion de la DCE dans l'objectif de protéger les masses d'eau superficielles. En effet, pour satisfaire les attentes de la DCE certains étangs font l'objet de mesures d'effacement (EPTB Vienne, 2010 ; ONEMA, 2010) afin de restaurer la continuité écologique et sédimentaire. **Il nous semble important d'approfondir les recherches sur la compréhension du fonctionnement de ces milieux et des interactions entre ces milieux lentiques utilisés pour une production piscicole extensive et les milieux lotiques de tête de BV** avant de pouvoir proposer des pistes de gestion visant à limiter les effets négatifs des étangs sur les cours d'eau de tête de BV, tout en bénéficiant de leurs atouts.

Notre étude vise plus particulièrement à préciser l'effet des étangs de barrage sur l'un des processus fondamentaux des ruisseaux de tête de bassin, c'est-à-dire la décomposition et le recyclage de la matière organique (MO) d'origine allochtone. Ce travail s'attache également à évaluer si la présence d'étangs sur les cours d'eau de tête de bassin versant induit une modification de l'utilisation de la MO allochtone (litière) en raison de l'apport complémentaire de MO produit au sein de l'étang (MO autochtone, e.g. plancton, macrophytes, biofilm).

ÉTAT DE L'ART

1 Les hydrosystèmes lotiques dulcicoles : concepts généraux

Par opposition aux fonctionnements des écosystèmes terrestres, océaniques et lacustres caractérisés par un gradient vertical du cycle de biosynthèse et de biodégradation de la matière organique et par une certaine autonomie de l'écosystème (vis-à-vis de l'apport de matière organique et de nutriments ; Angelier, 2000), les milieux lotiques ont un fonctionnement qui se déroule sur un gradient majoritairement longitudinal, de l'amont vers l'aval. Cette particularité marque toute l'originalité de ces écosystèmes et les rend majoritairement dépendants des milieux aquatiques plus en amont ainsi que des milieux terrestres adjacents et de leur capacité à collecter et utiliser les ressources en provenance de ces milieux (Vannote *et al.*, 1980). De fait, les caractéristiques hydro-morphologiques d'un cours d'eau telles que sa pente, sa taille, sa profondeur, son courant et son débit influencent les relations avec le milieu terrestre (bassin versant) ainsi que les transports de nutriments et de matière organique. Par conséquent, tous ces paramètres vont fortement moduler la disponibilité d'éléments minéraux et organiques (solides ou dissous) ainsi que les échanges gazeux avec l'atmosphère d'un écosystème à une échelle spatiale et temporelle donnée. Dans ce contexte, la nature et l'intensité des processus écologiques qui se déroulent dans les hydrosystèmes dulcicoles lotiques varient le long du continuum fluvial en lien avec les propriétés abiotiques des écosystèmes qui vont fournir les habitats et les ressources trophiques nécessaires aux organismes (Figure 2).

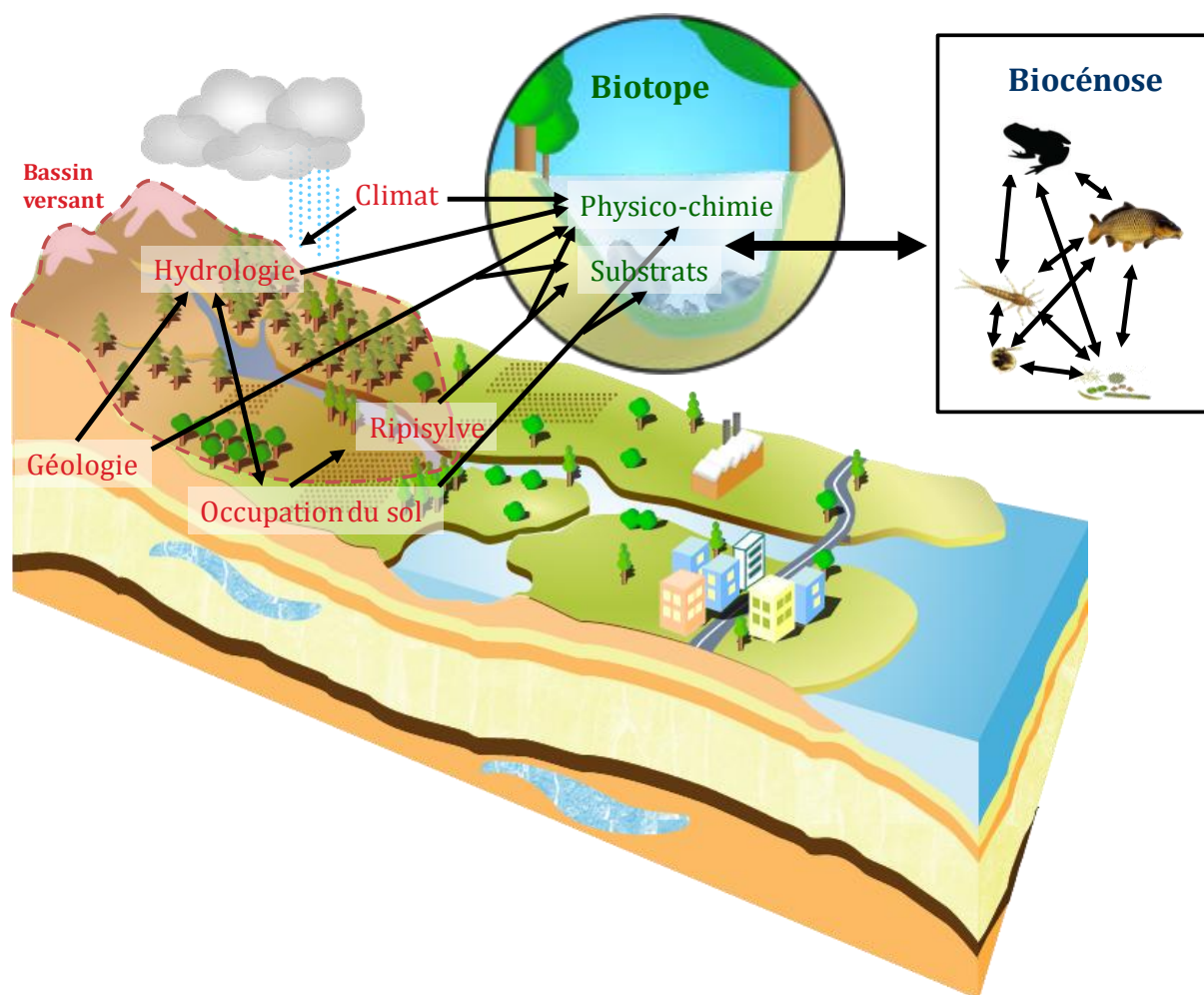


Figure 2. Illustration des principaux facteurs abiotiques d'influence sur le biotope des hydrosystèmes lotiques dulcicoles.

A partir de la variabilité longitudinale du biotope de l'hydrosystème, des premiers travaux ont permis d'établir une zonation d'ensembles « homogènes » au sein desquels les conditions du milieu étaient favorables au développement de certaines espèces. Parmi ces grands ensembles, de l'amont vers l'aval, on trouve les cours d'eau supérieurs (zone de production, en lien avec une érosion importante), les cours d'eau moyens (zone de transfert), puis les cours d'eau inférieurs (zone de stockage, en raison de courants plus faibles qui entraînent une augmentation de la sédimentation) et enfin les deltas. A partir de ces grands ensembles, deux concepts ont émergé permettant le regroupement des taxons en fonction de la distance à la source du cours d'eau (Figure 3) :

- La *zonation piscicole* selon le concept de Huet (1949) qui prévoit que « dans un territoire biogéographique déterminé, des eaux courantes comparables en largeur, en profondeur et avec des pentes de même ordre présentent des caractères biologiques analogues,

particulièrement pour les populations piscicoles ». Cette classification a permis d'établir cinq zones de l'amont vers l'aval correspondant aux zones à truites (*Salmo trutta fario*), zones à ombres (*Thymallus thymallus*), zones à barbeaux (*Barbus barbus*), zones à brèmes (*Abramis brama*) et enfin aux zones à flets au niveau des estuaires caractérisés par des eaux saumâtres².

- La *zonation des communautés d'invertébrés* selon le concept de Illies et Botosaneanu (1963) qui permet la classification de différentes zones d'un cours d'eau en fonction des peuplements d'invertébrés benthiques. Ainsi, une zone donnée abrite théoriquement des peuplements qualitativement homogènes. Illies et Botosaneanu ont ainsi défini trois grandes zones, le *crénon* (niveau des sources), le *rhithron* (correspondant aux cours d'eau supérieurs), et le *potamon* (cours d'eau moyens et inférieurs).

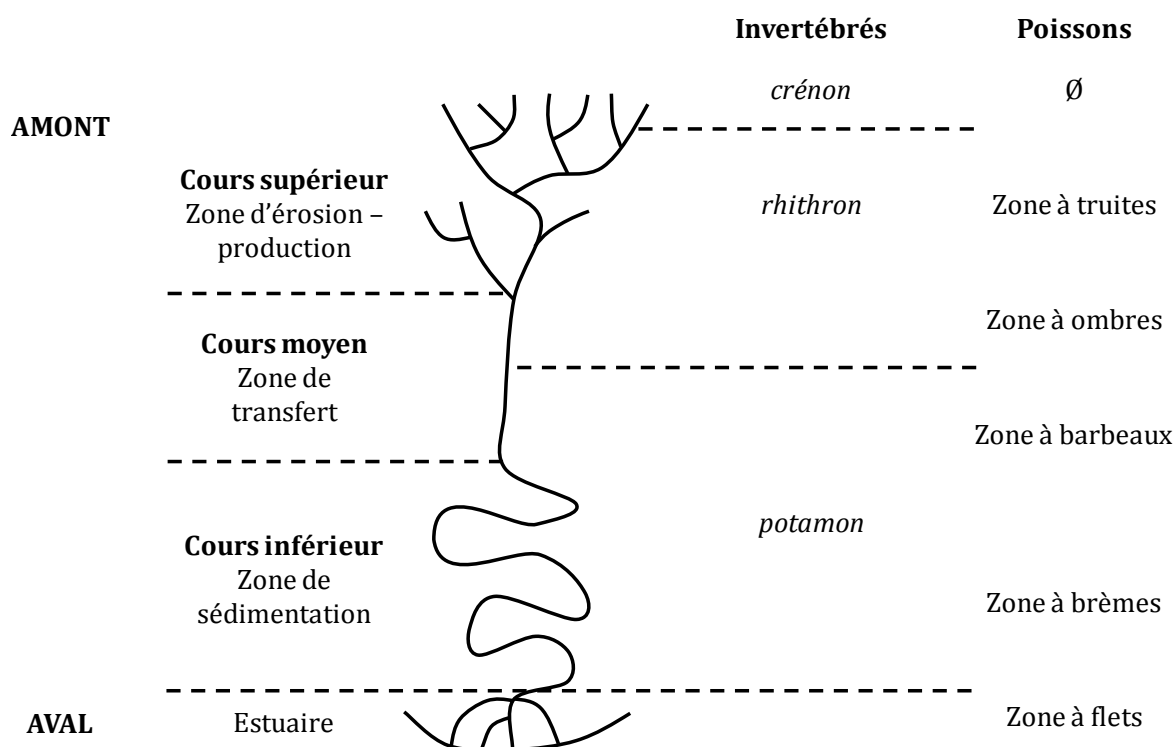


Figure 3. Illustrations des zones de préférence des communautés sur le gradient longitudinal des hydrosystèmes lotiques dulcicoles. Zonation des invertébrés d'après Illies et Botosaneanu (1963) et des poissons selon Huet (1949).

Plus récemment, ces zonations ont été reprises afin d'associer les communautés d'organismes invertébrés à des processus fonctionnels. Elles ont notamment été étudiées et décrites au-travers de deux grands concepts :

² Concernant la zone à flets, nous ne sommes plus au niveau des hydrosystèmes dulcicoles *sensu stricto*.

- Le *River Continuum Concept* (RCC ; Vannote *et al.*, 1980) décrit le gradient longitudinal (en lien avec l'ordre des cours d'eau) qui existe au sein des rivières, lesquelles passeraient globalement de l'hétérotrophie (la majorité du matériel végétal formant la base du réseau trophique serait dérivée du milieu terrestre adjacent) à l'autotrophie (la production primaire devenant alors supérieure aux apports allochtones) de l'amont vers l'aval. De fait, la distribution des invertébrés serait gouvernée entre autres par les stratégies (traits fonctionnels) qu'elles développent pour exploiter les ressources alimentaires disponibles (Figure 4).

- Le *River Habitat Template* (RHT ; Townsend et Hildrew, 1994). Cette théorie défend l'idée que les caractéristiques des habitats (prenant aussi en compte la variabilité spatio-temporelle de ces caractéristiques), pilotent les combinaisons d'espèces selon leurs capacités de résistance et de résilience aux perturbations (naturelles, anthropiques) et leurs aptitudes compétitrices.

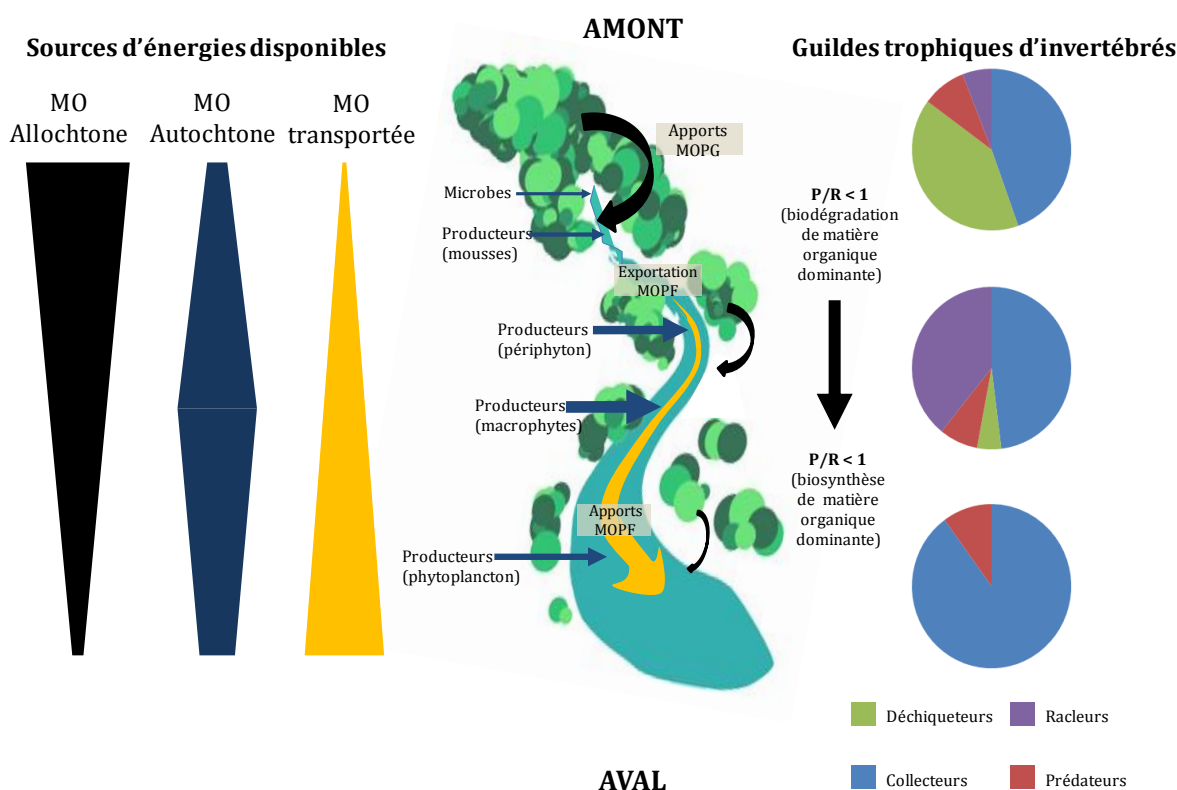


Figure 4. Illustration de l'évolution des guildes trophiques des macro-invertébrés benthiques sur le continuum fluvial en fonction des ressources trophiques disponibles d'après le « *River Continuum Concept* » (Vannote *et al.*, 1980).

Ces deux concepts sont complémentaires et permettent d'expliquer pour partie la présence/absence de taxons en fonction de la nature (ressources allochtones/autochtones) et la quantité (production/transfert) des ressources trophiques. Par conséquent ces théories ont

pour finalité d'appréhender le fonctionnement écologique d'un écosystème en fonction de sa localisation sur le réseau hydrographique.

Dans cette étude, ce sont les cours d'eau localisés en tête de bassin versant qui vont nous intéresser plus particulièrement.

2 Les cours d'eau de tête de bassin versant

2.1 Définition des cours d'eau de tête de bassin

Parmi la grande diversité des hydrosystèmes, les milieux lotiques et plus particulièrement les ruisseaux de tête de bassin versant sont encore peu étudiés et leur fonctionnement reste mal connu (Bishop *et al.*, 2008 ; Clarke *et al.*, 2008). Bishop *et al.* (2008) vont même jusqu'à les définir d'*Aqua incognita*. D'ailleurs, même leur définition n'est pas clairement établie. Certains auteurs définissent les cours d'eau de tête de bassin en fonction de leur largeur (Wipfli *et al.*, 2007), leur débit (Richardson et Danehy, 2007) ou encore la surface de leur bassin versant (Heino *et al.*, 2003). Dans la littérature scientifique, on peut trouver sous le terme de cours d'eau de tête de bassin (« headwater stream » en anglais) des ruisseaux de très petite taille pouvant avoir un caractère temporaire ainsi que des ruisseaux bien plus larges et permanents (p. ex. Clarke *et al.*, 2008). Aussi, la classification proposée par Strahler (1952, 1957) est, elle, particulièrement utile ; elle est fondée sur la règle des confluences en proposant un cadre général pour catégoriser les milieux lotiques (Figure 5). Pour notre étude, nous utiliserons cette classification en considérant les ruisseaux de premiers ordres (1 à 3) en considérant aussi les cours d'eau temporaires (comme indiqué dans la figure 5).

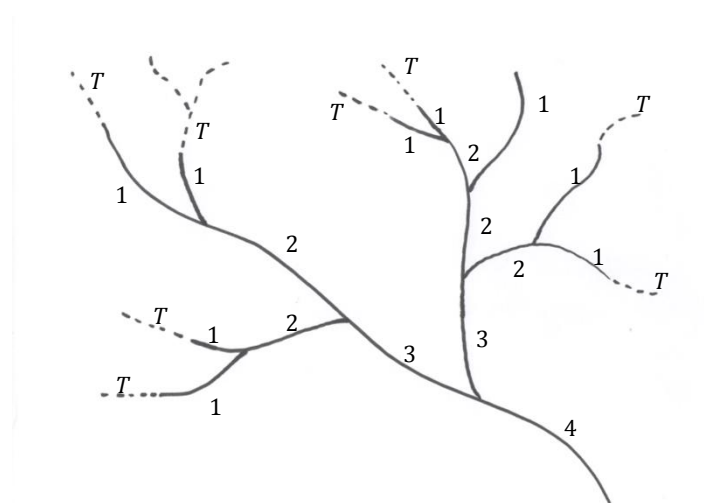


Figure 5. Schéma d'illustration de l'attribution des numéros des ordres hydrographiques selon la classification de Strahler (1952) – Ajout **des cours d'eau temporaires notés T** (traités dans cette étude). (modifié d'après Strahler, 1952)

Ainsi définis, les cours d'eau de tête de bassin sont répandus à l'échelle de la planète, représentant jusqu'à 80% du linéaire des écosystèmes lotiques continentaux (MacDonald et Coe, 2007).

2.2 Des cours d'eau aux statuts juridiques limités

En France, bien que les cours d'eau (de manière générale) soient soumis à une législation particulière (p. ex. Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques de 2006, Directive Cadre sur l'Eau, 2000), les choses se compliquent pour les cours d'eau de tête de bassin ici étudiés. En effet, pour que ces derniers soient considérés comme des cours d'eau et entrent donc dans le cadre la législation en vigueur, ils doivent répondre à deux critères (circulaire DE / SDAGF / BDE n°3, 2005) :

- présence et permanence d'un lit originel ;
- permanence d'un débit suffisant sur une majeure partie de l'année (ceci restant à l'appréciation au cas par cas).

Dès lors, on comprend que le classement des cours d'eau de tête de bassin versant, notamment pour les plus petits (avec parfois un caractère temporaire) n'est pas toujours évidente, jusqu'à les écarter de certaines considérations et objectifs portés par la réglementation. D'ailleurs, cela se vérifie, notamment en milieu agricole, où ces systèmes sont aujourd'hui considérés et perçus comme des fossés et non plus des cours d'eau à part entière du fait notamment des recalibrages qui ont été effectués pour une évacuation plus rapide des eaux de drainage.

2.3 Les cours d'eau de tête de bassin des milieux particuliers

2.3.1 Une hydrologie fortement dépendante du climat

Dans les cours d'eau situés en tête de bassin, l'eau provient majoritairement du ruissellement des zones humides plus en amont et également des écoulements hyporhéiques. Il est tout de même à noter que ce sont les eaux de ruissellement qui représentent la plus grande partie des apports en eau pour ces cours d'eau (Gomi *et al.*, 2002). De plus, du fait de leurs caractéristiques abiotiques (petite largeur, faible profondeur, pente marquée), ils ont une faible capacité de rétention de l'eau. Ainsi, ils sont fortement dépendants de la climatologie et notamment de la pluviométrie. Leur débit est généralement plus important à la fin de l'hiver et au printemps, c'est-à-dire au moment où les apports en eau sont les plus importants (fontes des neiges, sols gorgés qui favorisent le ruissellement) et où l'évapotranspiration est au minimum sous nos latitudes (King *et al.*, 2009). Par opposition, leur débit atteint son minimum durant l'été (lorsque

les précipitations sont faibles et que l'évapotranspiration est à son maximum), pouvant parfois même aller jusqu'à l'assèchement du ruisseau.

De plus, à ces variations saisonnières s'ajoutent des variations rapides et brutales pouvant entraîner des pics de débit lors d'épisodes pluvieux importants (en volume ou en intensité). En effet, de par leur localisation en tête de bassin, ce sont les premiers à recevoir les eaux de pluie issues du ruissellement.

En fonction de l'importance des variations annuelles d'écoulements observés sur ces cours d'eau, Gordon *et al.* (2004) ou encore Stubbington *et al.* (2009) ont proposé une classification distinguant les cours d'eau permanents (ne présentant pas d'arrêt de l'écoulement en période estivale) et les cours d'eau temporaires (présentant un arrêt de l'écoulement pendant une période de l'année). Parmi les cours d'eau temporaires, ces auteurs distinguent les cours d'eau éphémères (présentant un arrêt de l'écoulement pendant une période supérieure à six mois dans l'année) et les cours d'eau intermittents (présentant un arrêt de l'écoulement ne dépassant pas six mois dans l'année).

2.3.2 Une faune et une flore adaptées au fonctionnement hydrologique

Les cours d'eau de tête de bassin versant sont soumis, du fait de leur petite taille et de leur localisation dans les bassins versants, à des contraintes écologiques fortes qui limitent l'apparition et le développement de certaines espèces. C'est ainsi le cas des vertébrés et notamment des poissons qui sont rares dans ces milieux. On trouve tout de même quelques espèces ubiquistes comme les amphibiens qui se rassemblent dans ces systèmes au moment de la reproduction. En-dehors de ces périodes et de manière plus générale, les macro-invertébrés se retrouvent au sommet des réseaux trophiques (Halwas *et al.*, 2005 ; Richardson *et al.*, 2005). De plus, du fait des fortes variations saisonnières voire des risques « d'assec », les communautés (principalement les macro-invertébrés) ont développé des stratégies pour vivre dans ces écosystèmes particuliers (Townsend et Hildrew, 1994 ; Bond *et al.*, 2008). Par exemple, le trichoptère *Isonychia dubia* a un stade aquatique durant la période hivernale (hautes eaux) et effectue son émergence au printemps avant la dessiccation du cours d'eau ; il pond ses œufs sur les pierres sèches dans le lit du cours d'eau en période estivale (Warringer et Graf, 2011). Les éclosions se font à l'automne au moment de la remise en eau des ruisseaux. L'ensemble de ces stratégies d'évitement et/ou de résistance (stratégies adaptatives des espèces) lui permettent d'être adapté et compétitif dans ces écosystèmes.

De plus, les ruisseaux en tête de BV sont généralement caractérisés par un ombrage important qui limite l'entrée de l'énergie lumineuse dans ces milieux aquatiques (notamment lorsqu'ils sont inscrits dans un BV forestier) et ainsi leur production primaire (Fisher et Likens, 1973 ; Kiffney *et al.*, 2004 ; Mallory and Richardson, 2005). Toutes ces raisons expliquent que la flore

reste très peu développée dans ces systèmes. Elle est principalement représentée par deux groupes:

- les bryophytes (mousses et sphaignes) ou les hépatiques qui peuvent résister à la dessiccation (Oliver *et al.*, 2005).

- les algues qui peuvent également résister à la dessiccation et/ou être facilement transportées par les courants sont également rencontrées en faibles proportions dans ces systèmes. Elles sont dominées par les diatomées, avec également quelques chlorophytes et cyanobactéries. Dans ces milieux, elles sont majoritairement fixées sur les substrats durs participant à l'établissement des biofilms.

2.3.3 Des systèmes fortement dépendants des apports allochtones

Comme nous l'avons vu précédemment, la production primaire, source d'énergie autochtone pour les hydrosystèmes aquatiques, est limitée dans les cours d'eau de tête de bassin. De plus, le transport de matière organique depuis l'amont est également limité à cause de leur faible distance à la source, ne permettant pas d'apports énergétiques conséquents pour les communautés biologiques. Ainsi, il est communément admis que la principale source d'énergie et de nourriture intégrant ces écosystèmes provient du bassin versant sous forme de matière organique dite allochtone (Fisher and Likens, 1973 ; Vannote *et al.*, 1980 ; Wallace *et al.*, 1997) : les cours d'eau en tête de BV ont donc un fonctionnement majoritairement hétérotrophe.

Cette matière allochtone est principalement composée de litières (débris végétaux de petite taille : feuilles, brindilles, tiges, graines, etc.), de gros bois issus de la ripisylve (arbres, arbustes) et de matières organiques dissoutes ainsi que de nutriments en provenance des différentes couches de sols et/ou de la nappe souterraine (Richardson et Danehy, 2007). (Figure 6).



Figure 6. Interactions du cours d'eau avec le milieu environnant. Les flèches représentent les flux de matières entre le cours d'eau et le milieu terrestre environnant. MOD = matière organique dissoute. Traduit de Richardson et Danehy (2007).

La majeure partie de la litière est naturellement composée des feuilles d'arbres en milieu forestier. Dans ces milieux, les apports de litières sont variables et peuvent être conséquents ($204 - 1134 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$; Graça *et al.*, 2007). En milieu ouvert, la part de feuilles d'arbres dans les litières peut également être extrêmement variable en fonction de la nature et de la densité de la ripisylve le long du cours d'eau.

De manière générale, dans la suite de ce document, nous considérerons les litières comme les feuilles des arbres.

De plus, au-delà de la variabilité spatiale, il existe une variabilité temporelle des apports. En effet, sous nos latitudes au climat tempéré, les essences de la ripisylve sont majoritairement caduques et les apports de matière organique au milieu aquatique se font principalement sous forme de litières (70 à 80 %) à l'occasion de l'abscision foliaire durant l'automne et l'hiver (Webster et Meyer. 1997 ; Graça *et al.*, 2007).

2.3.4 Multifonctionnalité des cours d'eau de tête de bassin

Du fait de leur nombre et de la particularité de ces systèmes, les cours d'eau de tête de BV remplissent une multitude de fonctions écologiques qui ont une importance majeure pour le fonctionnement de l'ensemble de l'hydrosystème sur lequel ils sont implantés (Gomi *et al.*, 2002 ; Alexander *et al.*, 2007 ; Meyer *et al.*, 2007 ; Bishop *et al.*, 2008) (Figure 7). En effet, d'un point de vue fonctionnel, l'activité de dégradation de la matière organique allochtone va générer de la MO sous formes particulaire et dissoute, qui sera alors entraînée par le courant à l'aval. Cette MO intègre *in fine* les réseaux trophiques aval (Wipfli *et al.*, 2007), un processus central dans l'évolution longitudinale décrite par Vannote (1980) dans le RCC. De plus, ces cours d'eau peuvent posséder une forte richesse spécifique. Par exemple, une étude menée sur sept cours d'eau intermittents dans l'Oregon a montré la présence de 202 taxons aquatiques et semi-aquatiques (Dieterich et Anderson, 1995). Par ailleurs, du fait du manque d'études sur ces milieux, il semblerait que de nombreuses espèces spécifiques de ces systèmes ne soient pas encore décrites (Meyer *et al.*, 2007). Ces cours d'eau représentent également des zones de nurserie, de refuges thermiques ou encore de refuges contre les prédateurs et les espèces exotiques (Meyer *et al.*, 2007). Ces zones de nurserie/refuge sont atteintes par migration depuis les cours d'eau d'ordres supérieurs plus en aval et/ou par la voie aérienne pour les taxons présentant des stades aériens (Fagan, 2002).

Les cours d'eau de tête de bassin ont également une influence non négligeable sur la qualité et la quantité d'eau des hydrosystèmes plus en aval (ONEMA, 2015). Ainsi Alexander *et al.* (2007) soulignent le rôle des CE concernant la qualité de l'eau restituée en aval et dans les nappes souterraines. L'azote et le phosphore (principaux nutriments responsables de l'eutrophisation) peuvent être transformés ou séquestrés dans les sédiments et les biofilms benthiques. Du fait de la particularité de ces systèmes et de la grande surface de contact entre l'eau et les sédiments, la réduction de ces nutriments dans l'eau peut se faire en quantité importante (Peterson *et al.*, 2001).

Les CE jouent également un rôle important dans la régulation du régime hydrologique des hydrosystèmes plus en aval, ce qui est particulièrement intéressant pour la régulation des crues. En effet, grâce à leur petite taille, leur sinuosité, la rugosité du substrat et les nombreux embâcles naturels, ils permettent de réduire la vitesse d'écoulement de l'eau et par conséquent les pics de crues en aval (Meyer *et al.*, 2007 ; Sanford *et al.*, 2007).

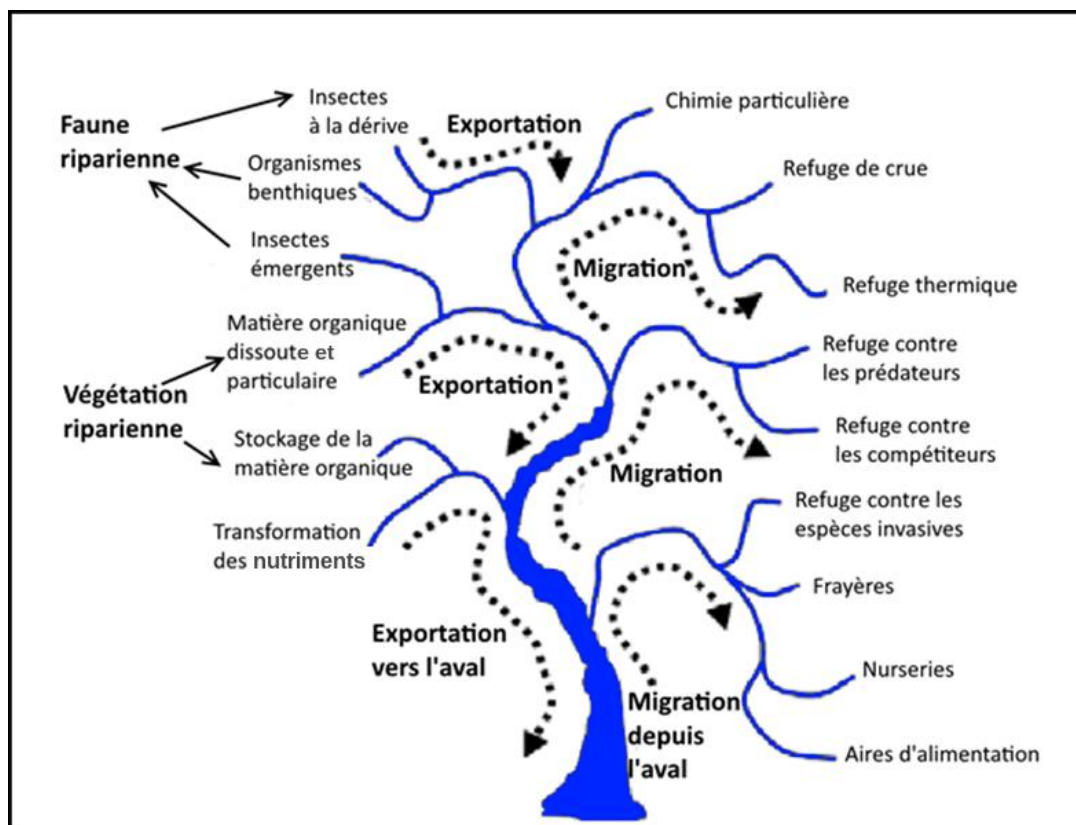


Figure 7. Illustration des atouts écologiques des cours d'eau de tête de BV pour l'ensemble de l'hydrosystème dulcicole. Traduit de Meyer et al. (2007)

3 Fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin versant

3.1 Fonctionnement trophique basé sur l'intégration des ressources allochtones

Du fait de l'importance des apports allochtones, les réseaux trophiques de ces systèmes ont un fonctionnement principalement hétérotrophe basé sur les détritits (p. ex. Cummins *et al.*, 1989 ; Graça *et al.*, 2001). Ceci permet l'installation d'un réseau trophique diversifié (Cummins 1974 ; Wallace *et al.*, 1997). Certains auteurs ont estimé que sur ces cours d'eau en tête de bassins versants forestiers, la part du carbone d'origine allochtone était largement prédominante et dépassait 90 % des flux totaux de carbone dans le système (Fisher et Likens, 1973 ; Wallace *et al.*, 1997 ; Moore *et al.*, 2004).

Par conséquent, l'ensemble du réseau trophique de ces écosystèmes va être dépendant de la dégradation de la matière organique d'origine terrestre et de l'intégration de l'énergie de ces litières par l'intermédiaire des organismes aquatiques détritivores et décomposeurs (invertébrés déchiqueteurs, micro-champignons et bactéries ; Graça *et al.*, 2015) au moment des apports, c'est-à-dire durant l'automne et l'hiver.

La vitesse de décomposition des litières dans ces cours d'eau est donc un processus clé du fonctionnement de l'écosystème qui permet de quantifier l'importance des flux de carbone dans l'écosystème et *a fortiori* le dynamisme du réseau trophique détritique basal (Graça *et al.*, 2001 ; Hieber et Gessner 2002 ; Moore, *et al.* 2004). Ces paramètres sont déterminants pour la productivité et la stabilité des réseaux trophiques supérieurs (Wallace *et al.*, 1999 ; Moore *et al.*, 2004). La vitesse de décomposition des litières dépend de nombreux paramètres qui reflètent la qualité physico-chimique et la qualité biologique d'un cours d'eau. Une revue récente de Graça *et al.* (2015) reprend les paramètres majeurs influençant la décomposition des litières (Figure 8) partant de l'échelle du biome à celle du cours d'eau en passant par celle du bassin versant.

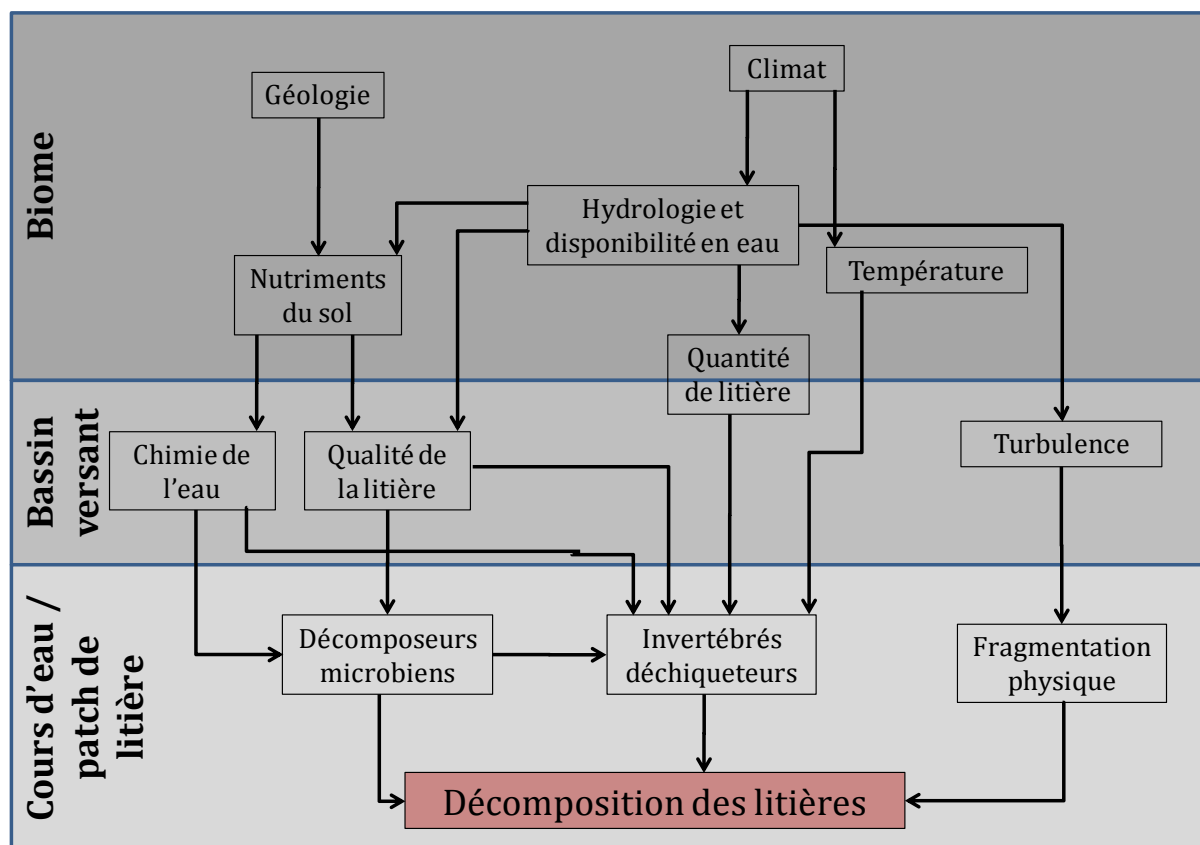


Figure 8. Modèle conceptuel des facteurs influençant la décomposition des litières. Les flèches indiquent l'influence d'un facteur donné sur les autres facteurs. Traduit et adapté de Graça et al. (2015).

Pour notre étude, nous faisons le choix de travailler à l'échelle du BV et sur une liste de paramètres ci-après listés, compte tenu de leur influence sur la cinétique de décomposition des litières. Il s'agit de :

- La qualité nutritive des litières, dépendante des espèces végétales considérées, de leur fraîcheur (feuille fraîche ou sénescence), mais également de la variabilité intra-spécifique, ou encore de la position de la feuille sur l'arbre et par conséquent de son exposition à la lumière (p. ex. Coûteaux *et al.* 1995 ; Leroy et Mark, 2006 ; García-Palacios *et al.*, 2015 ; Lecerf *et al.*, 2007 ; Boyero *et al.*, 2016). Pour résumer, plus on a une litière diversifiée, riche en nutriments et pauvre en composés réfractaires et plus la vitesse de décomposition des litières sera rapide.
- Les caractéristiques physiques et chimiques de l'eau influencent également la cinétique de décomposition des litières. En effet, une augmentation (ou plutôt le maintien dans une gamme optimale) de la température, du pH, de la conductivité des nutriments ou encore de la teneur en oxygène dissous favorisent la (vitesse de) décomposition des litières en stimulant notamment l'activité des micro-organismes

(p. ex. Gulis et Suberkropp, 2003 ; Berggren *et al.*, 2010 ; Ferreira et Chauvet, 2011 ; Woodward *et al.*, 2012 ; Danger *et al.*, 2013 ; Martínez *et al.*, 2014 ; Ferreira *et al.*, 2015 ; Boyero *et al.*, 2016). La vitesse du courant par l'intermédiaire de la force d'abrasion peut également être un paramètre important dans certains ruisseaux de montagne où la pente est importante.

- Le compartiment biologique est également à prendre en compte, avec en particulier des micro-organismes et des invertébrés détritivores, principaux organismes permettant la décomposition, l'intégration de l'énergie dans les réseaux trophiques et le recyclage de la matière organique (p. ex. Gessner et Chauvet, 2002 ; Hieber et Gessner, 2002 ; Handa *et al.*, 2014 ; Graça *et al.* 2015).

Du fait de la sensibilité de la décomposition des litières aux variations abiotiques et biotiques du milieu, Gessner et Chauvet (2002) ont souligné que l'étude de la cinétique du processus de décomposition des litières et des communautés associées constituait un indicateur pertinent du fonctionnement des ruisseaux de tête de bassin versant.

3.2 Les étapes du processus de décomposition des litières

Au cours de la décomposition des litières dans les milieux aquatiques trois processus simultanés entrent en jeu : le lessivage, le conditionnement ainsi que la dégradation des litières par les micro-organismes et la dilacération par les invertébrés (Gessner et Chauvet, 1999 ; Graça *et al.*, 2007 ; Baldy *et al.*, 2007). Une étape « supplémentaire » est la minéralisation de la matière organique fine (issue des trois processus ci-dessus) qui s'effectue principalement par les micro-organismes.

- La phase de lessivage correspond à la perte des composés hydrosolubles (polyphénols, acides aminés, sucres) en fonction des conditions abiotiques. Ce lessivage est rapide et intervient principalement dans les 24 à 48 h après immersion des feuilles dans le cours d'eau. Il peut entraîner des pertes de masse pouvant varier de 3 à 16 % selon Bärlocher et Kendrick (1974), voire jusqu'à 40 % selon d'autres auteurs (Abelho, 2001) et il est fortement dépendant de la nature des litières considérées (essence des arbres, feuilles fraîches ou sèches).
- La phase de conditionnement correspond à la colonisation et la dégradation des litières par l'intermédiaire des micro-organismes que sont principalement les champignons aquatiques (hyphomycètes) puis les bactéries. Ces micro-organismes permettent d'augmenter principalement l'appétence et la valeur nutritive des litières pour les organismes invertébrés détritivores. Nous reviendrons plus en détail sur les mécanismes d'action des micro-organismes dans le chapitre suivant.

- La phase de dilacération par les macro-invertébrés détritivores correspond à la fragmentation de la litière en éléments de plus petites tailles, ce qui permettra leur utilisation par d'autres groupes d'organismes. Nous reviendrons également sur les mécanismes d'actions de ces organismes dans le prochain chapitre.
- La phase de minéralisation de la matière organique intervient tout au long de la décomposition des litières. Elle est surtout réalisée par les bactéries sur les particules les plus fines de la matière organique et va permettre le recyclage des nutriments qui vont ensuite recharger le compartiment aquatique.

Dans la suite du document, nous nous intéresserons plus particulièrement à l'action des organismes impliqués dans la cinétique de décomposition des litières, car le fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique dépend directement de leur activité et de leur capacité à intégrer les ressources nutritives de ces litières.

3.3 Organismes impliqués dans la décomposition des litières

3.3.1 Les bactéries

Les bactéries, bien que présentes dès le début du processus de dégradation des litières dans les cours d'eau, ne représentent au stade initial de conditionnement des litières qu'un faible pourcentage (~5 %) de la biomasse microbienne se développant à la surface des litières (Hieber et Gessner, 2002 ; Findlay *et al.*, 2002). Elles ne sont donc pas connues pour avoir un rôle majeur lors de cette première phase de conditionnement des litières.

En revanche, plus la décomposition des litières progresse dans le temps, plus la biomasse et l'activité des bactéries deviennent importantes (Duarte *et al.*, 2010). D'ailleurs, certains auteurs ont montré qu'elles finissent même par dominer les communautés de micro-organismes (au départ principalement fongiques) sur la MO particulaire fine (MOPF) d'origine allochtone (Suberkropp, 1998 ; Findley *et al.*, 2002). Les bactéries interviennent donc principalement au travers de la phase de minéralisation lors du processus de décomposition (Gessner et Chauvet, 1994 ; Suberkropp, 1998 ; Findley *et al.*, 2002). Elles ont à ce stade un rôle central dans la minéralisation de la MO, ce qui permet de recharger le milieu en nutriments. De manière générale, des auteurs ont estimé que les bactéries pouvaient entraîner une perte de masse des litières pouvant aller de 4,2 à 13,9 % de la part du carbone (Pascoal et Cassio, 2004) ou de 7 à 9 % de la masse de litière (Hieber et Gessner, 2002).

Il est aussi à noter que les bactéries sont influencées positivement par la quantité de nutriments du milieu et la température (Berggren *et al.*, 2010).

3.3.2 Les hyphomycètes aquatiques

Il est communément admis que les hyphomycètes représentent le principal groupe de champignons et même de micro-organismes colonisant les litières (Gessner et Chauvet, 1994 ; Suberkropp, 1998). Certains auteurs ont montré qu'ils pouvaient représenter jusqu'à 8 à 16 % de la masse des litières en décomposition dans les cours d'eau (Gessner et Chauvet, 1997 ; Mathuriau et Chauvet, 2002 ; Pascoal et Cássio, 2004 ; Duarte *et al.*, 2006). Pourtant, la découverte de ces champignons par Ingold est assez récente puisqu'elle remonte à 1942. Le terme 'hyphomycète' regroupe l'ensemble des champignons supérieurs de forme asexuée, principalement de la famille des Ascomycètes (Bärlocher, 2009). Ces champignons ont la particularité de produire un grand nombre de spores (appelées conidies) qui ont des formes sigmoïdes ou pluri-radiées particulièrement adaptées aux transports sur de longues distances dans les cours d'eau (Bärlocher, 2009). Ces conidies produisent également des mucilages à leurs extrémités ce qui va leur permettre d'adhérer par simple contact aux litières dans les cours d'eau. De plus, il a été démontré que les hyphomycètes sont capables de survivre dans des conditions environnementales très variables comme en atteste leur présence depuis les milieux arctiques jusqu'aux milieux tropicaux (Nilsson, 1964). Il a notamment été montré que les hyphomycètes pouvaient croître à des températures plutôt froides, de l'ordre de 0 à 5 degrés Celsius (Thornton, 1963 ; Sridhar et Bärlocher, 1993 ; Suberkropp, 1998) comme cela est communément le cas, sous nos latitudes, en automne et en hiver dans les ruisseaux. Ainsi, ces caractéristiques physiologiques et morphologiques favorisant une dispersion importante et un développement rapide de ces champignons permettent certainement d'expliquer le fait que ce groupe soit retrouvé en quantité relativement importante sur les litières. Mais, s'ils peuvent se développer à des températures froides, il semblerait que ceux-ci soient tout de même sensibles aux élévations de températures (Sridhar et Bärlocher, 1993 ; Rajashekhar et Kaveriappa, 2000) et de nutriments (Suberkropp, 1998) ce qui favoriserait leur développement (dans la limite de leurs préférences écologiques). De même, il semblerait que le pH ou la conductivité de l'eau soient des paramètres influençant significativement leur développement et/ou leur reproduction (Bärlocher, 1992 ; Rajashekhar et Kaveriappa, 2000 ; Gönczöl, 2003).

Outre leur abondance sur les litières, ces micro-organismes sont principalement reconnus pour leur implication dans le processus de décomposition des litières. En effet, ceux-ci produisent une multitude d'enzymes extracellulaires qui métabolisent les polymères structuraux des feuilles comme les pectines, la cellulose, mais également des composés plus réfractaires comme la lignine et certains tanins (Abelho et Graça, 1996 ; Canhoto et Graça, 1999 ; Haapala *et al.*, 2001 ; Gaudes *et al.*, 2009). Ainsi, il a été montré que grâce à leur activité enzymatique, les hyphomycètes peuvent être responsables d'une part importante de la perte de masse des litières

de façon directe (Gessner et Chauvet, 1997 ; Baldy *et al.*, 2002 ; Hieber et Gessner, 2002 ; Rincón et Santelloco, 2009). Par exemple, Hieber et Gessner (2002) ont estimé que les hyphomycètes pouvaient être responsables de plus de 15 % de la perte de masse des litières d'aulne (*Alnus glutinosa*).

Par ailleurs, il a également été montré que les hyphomycètes aquatiques participent de manière importante à la décomposition des litières de façon indirecte en augmentant l'appétence des litières pour les macro-invertébrés benthiques déchiquteurs (Graça, 2001 ; Nelson, 2011). En effet, en plus de dégrader les polymères réfractaires des feuilles (ce qui facilite l'assimilation des ressources allochtones par les macro-invertébrés benthiques), le mycélium des hyphomycètes qui se développe sur les litières les enrichit en nutriments et en acides gras poly-insaturés (Arce Funck *et al.*, 2015). Ces éléments sont essentiels à la croissance et à la reproduction des invertébrés (Nelson, 2011 ; Danger *et al.*, 2013 ; Arce Funck *et al.*, 2015 ; Graça *et al.*, 2015).

Même si certains auteurs ont montré que l'attrait des litières pouvait être modulé par la présence de certaines espèces de champignons (Arsuffi et Suberkropp, 1985), il semblerait que la diversité des taxons colonisant les litières n'ait pas un rôle central dans la décomposition (Dang *et al.*, 2005 ; Duarte *et al.*, 2006). En revanche, ce serait principalement la densité d'hyphomycètes (soit leur biomasse) qui influence majoritairement la décomposition des litières (Chung et Suberkropp, 2009 ; Hieber et Gessner, 2002).

3.3.3 Les macro-invertébrés benthiques

Pour étudier la décomposition des litières par les macro-invertébrés benthiques, il convient d'abord de connaître le régime alimentaire des taxons présents dans le cours d'eau. En effet, même si certains taxons sont présents au niveau des substrats de litières, ils ne les consomment pas forcément. Ils peuvent par exemple les utiliser comme support. Par conséquent, lorsque l'on cherche à étudier le processus de décomposition des litières, il est essentiel de rattacher les taxons à leur groupe fonctionnel trophique (Cumins et Klug 1979 ; Merritt et Cumins 1996 ; Wallace et Webster, 1996 ; Tachet *et al.*, 2010). D'après ces ouvrages, les MIB (Macro-Invertébrés Benthiques) impliqués directement dans la décomposition des litières sont regroupés dans le groupe trophique des déchiquteurs. Parmi les taxons regroupés sous ce terme de déchiquteurs, on compte des taxons très spécialisés qui ont une alimentation basée uniquement sur les litières (p. ex. : *Glyptotendipes* *pellucidus* ou *Nemoura* *sp.*) et des taxons plus généralistes, davantage opportunistes. Ces derniers consomment donc plusieurs types d'aliments en fonction de leur abondance et de leur qualité (p. ex. : *Gammarus* *pulex*, *Asellus* *sp.* ou *Siphonurus* *sp.*). Dans les cours d'eau hétérotrophes de tête de bassin, il a été montré que les déchiquteurs pouvaient constituer plus de 40 % de la biomasse et de l'abondance en MIB

(Graça *et al.*, 2001 ; Boyero *et al.*, 2011). De plus, leur action sur la décomposition des litières est importante puisqu'elle peut représenter jusqu'à 64 % de la décomposition des litières des cours d'eau au moins en milieu tempéré (Hieber et Gessner, 2002 ; González et Graça, 2003 ; Azevedo-Pereira *et al.*, 2006 ; Leberfinger et Herrmann, 2010).

Précisons aussi que le terme 'déchiqueteur' est vaste et regroupe une grande diversité de taxons. A ce titre, certains auteurs ont montré qu'au-delà de l'abondance et de la biomasse, la richesse spécifique en déchiqueteurs (Jonsson *et al.*, 2001) ou encore la présence et la dominance de certains taxons (p. ex. Gammaridae) de la communauté de MIB (Dangles et Malmqvist, 2004 ; Piscart *et al.*, 2009) pouvaient influencer positivement la décomposition des litières.

Il est maintenant admis que les MIB déchiqueteurs ont une action multiple sur la décomposition des litières :

- Une consommation directe des tissus foliaires et la production de fèces (MOPF) ;
- Une fragmentation des tissus foliaires qui permet la production de matière organique particulaire grossière (MOPG), mais également la confection d'abris pour certaines larves de trichoptères (Figure 9).
- Une action indirecte avec le dépôt de fèces sur les litières favorisant la croissance des micro-organismes et donc la décomposition microbienne (Graça, 2001).

Cette dernière action fait ressortir un caractère de « mutualisme » entre les micro-organismes et les MIB déchiqueteurs pour lesquels la présence et l'activité de chacun sont bénéfiques à l'autre groupe. En effet, les micro-organismes par leur présence augmentent l'appétence des litières pour les MIB déchiqueteurs (*cf.* § 3.3.1 et 3.3.2) et en retour les MIB par l'apport de MO dégradée sous forme de fèces favorisent la croissance de ces micro-organismes. Par ailleurs, le bénéfice pour les macro-invertébrés est d'autant plus important qu'en ingérant les litières colonisées par les hyphomycètes, ils assimilent certaines enzymes fongiques. Il a été montré qu'une partie de ces enzymes continuaient leur action d'hydrolyse des tissus foliaires dans le tube digestif des MIB déchiqueteurs facilitant ainsi la dégradation et l'assimilation de ces ressources (Suberkropp, 1998).

Enfin, parmi les invertébrés qui dépendent directement de la MOPF, on trouve également les invertébrés collecteurs. La densité de ces organismes est dépendante de la qualité et de la quantité de MO particulaire présente dans le système (Vannote *et al.*, 1980 ; Heard et Richardson, 1995).

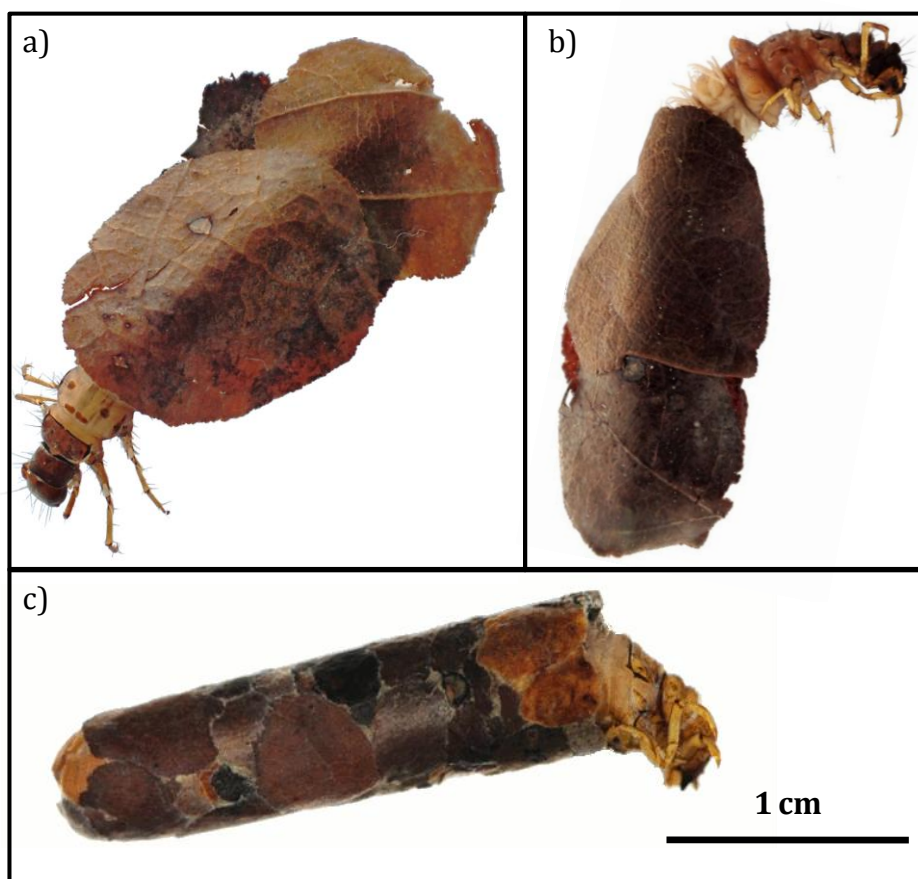


Figure 9. Photographie de différentes espèces de Trichoptères dans leurs fourreaux constitués de feuilles de chêne (*Quercus* sp.) et de hêtre (*Fagus sylvatica*). Les individus photographiés proviennent des cours d'eau temporaires forestiers suivis dans cette étude. a) et b) *Glyptotendipes pallidus*, c) *Oligostomis reticulata*.

De manière générale, comme il a été démontré dans ce chapitre, les ressources allochtones ainsi que les interactions entre les organismes permettant leur intégration dans les réseaux trophiques sont primordiales vis-à-vis du fonctionnement des CE de tête de bassin. Ainsi, il paraît évident que des modifications biotiques ou abiotiques du milieu qui impacteraient les ressources disponibles ou les communautés pourraient fortement influencer le fonctionnement écologique de ces écosystèmes (Figure 10).

Pourtant, il est à déplorer un manque de connaissances quant aux effets de pressions d'origine anthropique, comme la présence d'étangs de barrage à vocation piscicole, sur le fonctionnement des CE de tête de BV.

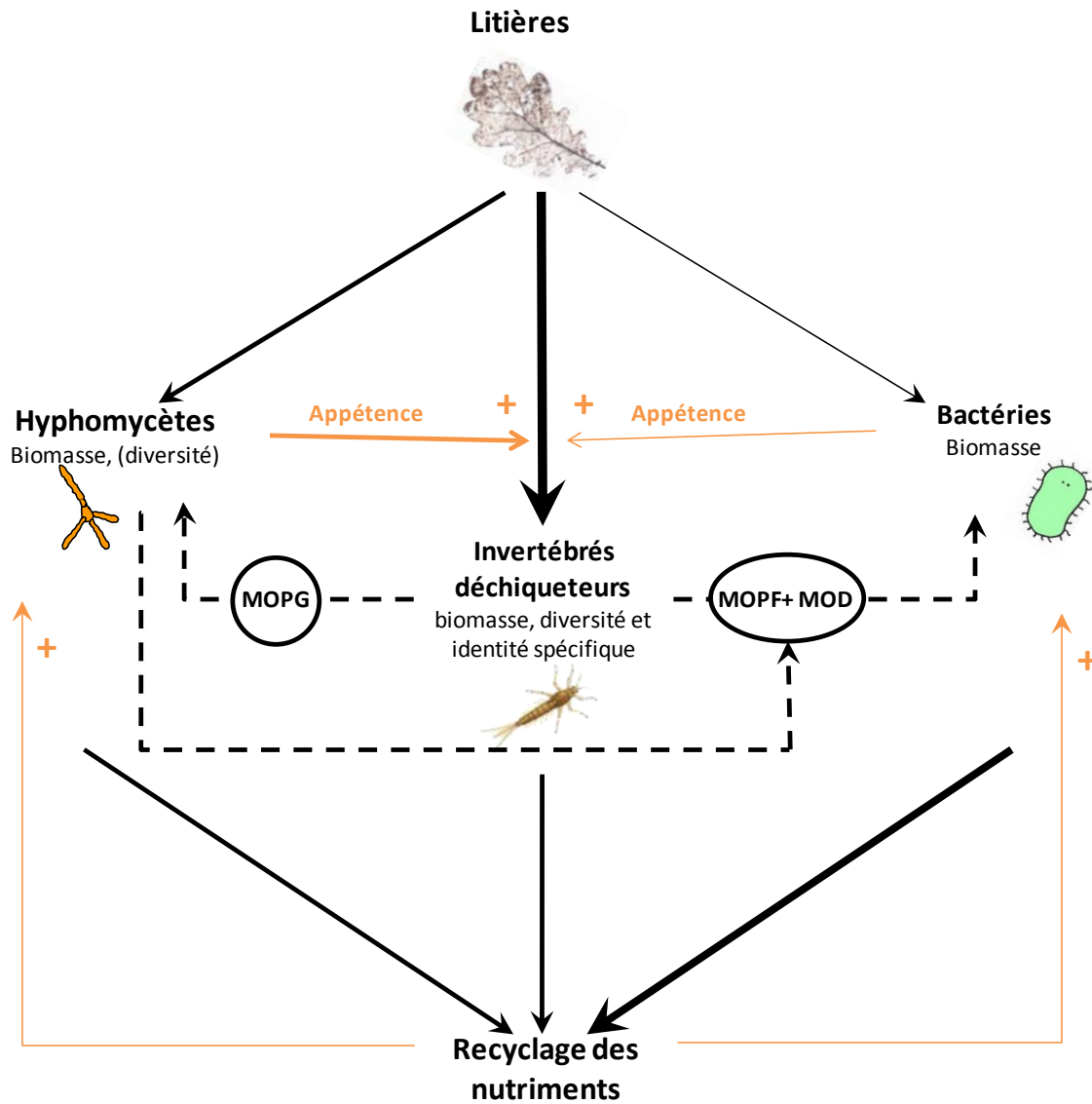


Figure 10. Représentation schématique du processus de décomposition des litières forestières (explicité dans ce chapitre) par les différents organismes des cours d'eau hétérotrophes de tête de bassin versant (MOPG : matière organique particulaire grossière ; MOPF : matière organique particulaire fine ; MOD: matière organique dissoute). La taille des flèches exprime la part relative des organismes dans les mécanismes de décomposition.

4 L'étang de barrage à vocation piscicole extensive : d'un outil de production créé par l'Homme vers une production autotrophe de matière organique abondante

4.1 Définition, caractéristiques et types d'étangs

A l'image des travaux de thèse comparant 70 définitions de l'étang réalisée par Bernard (2008), il est clairement établi que la définition d'un étang est floue, fluctuante dans le temps mais également variable en fonction de la discipline considérée. Il convient donc d'explicitier ce qui sera considéré sous le terme d'étang dans cette étude.

L'étang se distingue des mares par leur plus grande superficie, supérieure à 5000 m² (Oertli, 2013). Les étangs sont également généralement distingués des lacs et des réservoirs par leur faible profondeur. Oertli et Frossard (2013) définissent l'étang comme un plan d'eau ayant une profondeur n'excédant pas 8 m, un seuil qui reste cependant arbitraire. Il est également admis que la « faible profondeur » induit des caractéristiques physico-chimiques particulières qui permettent de distinguer les étangs des lacs et réservoirs. Ainsi, le Pôle Relais Zones Humides intérieures (PRZHi, 2008) propose une distinction basée sur la durabilité de la stratification thermique des masses d'eau. Concernant les lacs et les réservoirs, on observe une stratification thermique verticale durable, alors que pour les étangs, lorsqu'elle existe, celle-ci est irrégulière et temporaire (quelques jours au maximum) avec une inertie qui est dépendante de l'encadrement immédiat de la masse d'eau (Touchart, 2007 ; EauFrance, 2015). Grâce à cette faible profondeur souvent accompagnée de pentes faibles, les étangs possèdent généralement une ceinture d'hélophytes (qui peut parfois être importante en « queue d'étang ») ainsi qu'une couverture importante d'hydrophytes (Cizel, 2010). Ces hélophytes et hydrophytes permettent de fournir en queue d'étang des habitats hygrophiles parfois importants et variés. Cette particularité permet également aux ceintures végétales d'être considérées, et à juste titre, comme des zones humides.

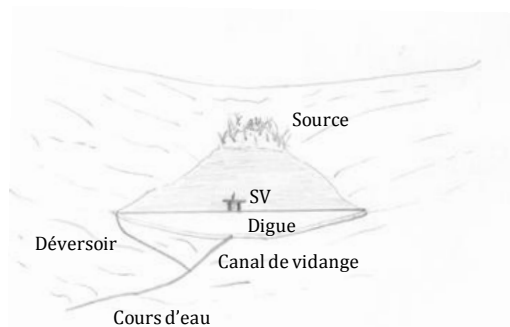
Toutes ces spécificités leur confèrent donc des particularités hydrodynamiques et biologiques originales (Touchart, 2007) qui justifient une classification à part des mares ou des lacs et réservoirs.

En France, les étangs sont (pour la plupart) artificiels, créés à l'origine pour la pisciculture par l'Homme (principalement par les moines au Moyen-Âge à partir de 1220 ; Billard, 2010 ; FLAC, 2016) pour des raisons alimentaires et économiques. En effet, ils ont principalement été créés dans des régions éloignées de la mer où les sols étaient pauvres et peu productifs (granites,

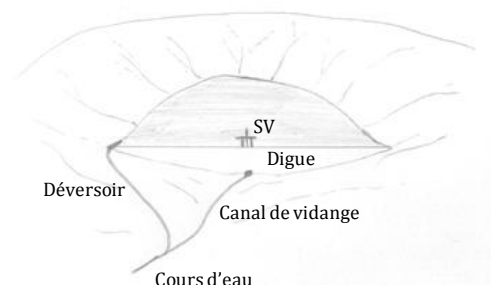
marécages, etc.). Ils étaient notamment utilisés pour la production de la carpe (*Cyprinus carpio*). Celle-ci permettait d'assurer les apports en protéines, de satisfaire les recommandations alimentaires prônées par la religion catholique, d'assainir des terres impropres à la culture mais également de dynamiser ces régions rurales peu attractives. D'autres usages y sont associés, comme la mise en culture lors d'assecs, la réserve d'eau pour l'irrigation, le flottage du bois, ainsi que des usages liés aux loisirs (pêche, chasse aux gibiers d'eau et plus récemment la baignade, la voile, etc.) Aujourd'hui, même si leurs usages se sont diversifiés aux profits de loisirs récréatifs, les étangs utilisés à des fins de production piscicole de manière extensive restent importants. En revanche, le devenir des productions piscicoles a changé puisqu'aujourd'hui, les poissons produits sont destinés au ré-empeuplement des cours d'eau, la consommation directe étant passée au second plan (Le Quéré et Marcel, 1999 ; Barbe *et al.*, 2000 ; Lazartigues *et al.*, 2012).

Les étangs de pisciculture se distinguent des autres plans d'eau peu profonds par la présence de moine(s) ou de bonde(s) au niveau de la digue et de déversoir(s). Le moine ou la bonde permettent la vidange de l'étang pour faciliter la capture des poissons. Le déversoir, équipé de grilles, permet d'évacuer le surplus d'eau en cas de pluies et de crues tout en évitant aux poissons de s'échapper. Il existe plusieurs types d'étangs piscicoles en fonction du mode d'approvisionnement en eau (Figure 11) (FAO, 1984) :

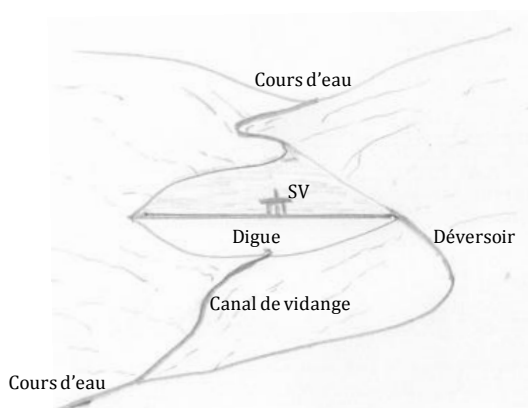
- Les étangs de source sont construits sur ou à proximité immédiate de sources d'eau douce.
- Les étangs d'eau pluviale sont construits dans des dépressions : l'alimentation en eau se fait uniquement par des apports diffus d'eau provenant directement de la pluie et du ruissellement sur le bassin versant.
- Les étangs de barrage sont construits dans les fonds de vallée par l'aménagement d'une digue en travers d'un cours d'eau. Ils sont généralement situés sur des cours d'eau de tête de bassin versant afin d'éviter que la digue ne soit emportée lors d'une crue.
- Les étangs de dérivation sont construits sur les flancs de vallée à pente faible. Ils sont alimentés en eau indirectement par un canal de dérivation qui prend sa source dans un cours d'eau permanent (ou parfois un étang plus en amont). Ce système permet un contrôle optimal de l'alimentation en eau de l'étang.



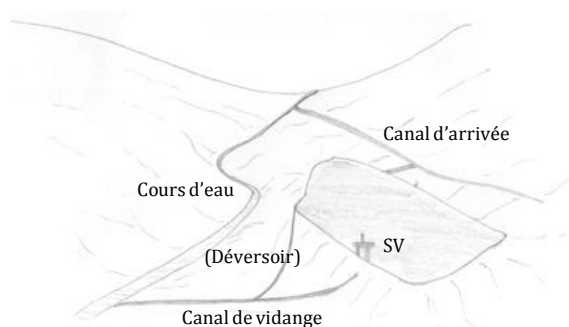
(i) Etang de source



(ii) Etang d'eau pluviale



(iii) Etang de barrage



(iv) Etang de dérivation

Figure 11. Représentation schématique des différents types d'étangs selon la nature principale de leur alimentation en eau (SV : Système de vidange).

En Lorraine, comme dans d'autres régions piscicoles de France (par exemple, Brenne ou Sologne), les étangs traditionnels destinés à la production de poissons sont principalement **des étangs de barrage**³.

En réalité, dans les têtes de bassins versants de plaine de Lorraine, la distinction entre les étangs de barrage et les étangs d'eau pluviale peut être délicate. En effet, il est fréquent de voir des étangs de barrage construits sur des cours d'eau temporaires (*i.e.* en eau uniquement pendant les saisons humides) qui sont eux-mêmes alimentés par les eaux de pluies issues du ruissellement. Nous considérons tout de même ces étangs comme des étangs de barrage pour simplifier le discours.

³ Il est à noter que la création d'étangs de barrage n'est plus autorisée en France (Loi sur l'eau et les milieux aquatiques, Ministère chargé de l'écologie, 2006), et qu'une partie d'entre eux est actuellement visée par des mesures d'effacement.

4.2 L'étang de barrage, un système d'élevage géré extensivement pour la production de poissons

En France, les étangs sont des plans d'eau communs, présents sur une grande partie du territoire. Les superficies d'étangs destinées à la pisciculture et à la pêche de loisir sont importantes (Tableau 1) : elles sont estimées à 112 000 ha, dont près de 70 000 ha seraient exploités chaque année pour la production piscicole (Le Quéré et Marcel, 1999 ; Barbe *et al.*, 2000). Cette surface est donc relativement conséquente, et ce d'autant plus si on la compare aux 45 000 ha de lacs « naturels » et aux 51 000 ha de réservoirs sur le territoire national (Meybeck, 1995).

Les principales régions françaises d'étangs à vocation piscicole sont situées dans des régions de plaines et de plateaux aux sols argileux imperméables. C'est le cas des trois grandes régions piscicoles que sont le Centre, suivi de Rhône Alpes et de la Lorraine (Billard, 2010). (Figure 12).

Tableau 1. Surfaces et productions des principales régions d'étangs en France. (D'après Le Quéré et Marcel, 1999)

Régions	Surface en eau exploitée (ha)		Production de poisson (tonnes)
	pêche et pisciculture	pisciculture	
Alsace	1 800	1 320	310
Aquitaine	5 500	2 500	190
Auvergne	5 382	1 346	156
Basse-Normandie	2 900		
Bourgogne	10 000	4 240	630
Bretagne	6 000		
Centre	24 500	23 200	3 076
Champagne Ardennes	6 100	3 928	534
Franche Comté	4 100	2 415	432
Languedoc Roussillon	300		
Limousin	9 087	5 270	530
Lorraine	7 200	7 000	1 115
Pays de la Loire	9 024		
Poitou Charente	6 000		
Rhône Alpes	14 100	13 000	2 340
Total	111 993		9 313

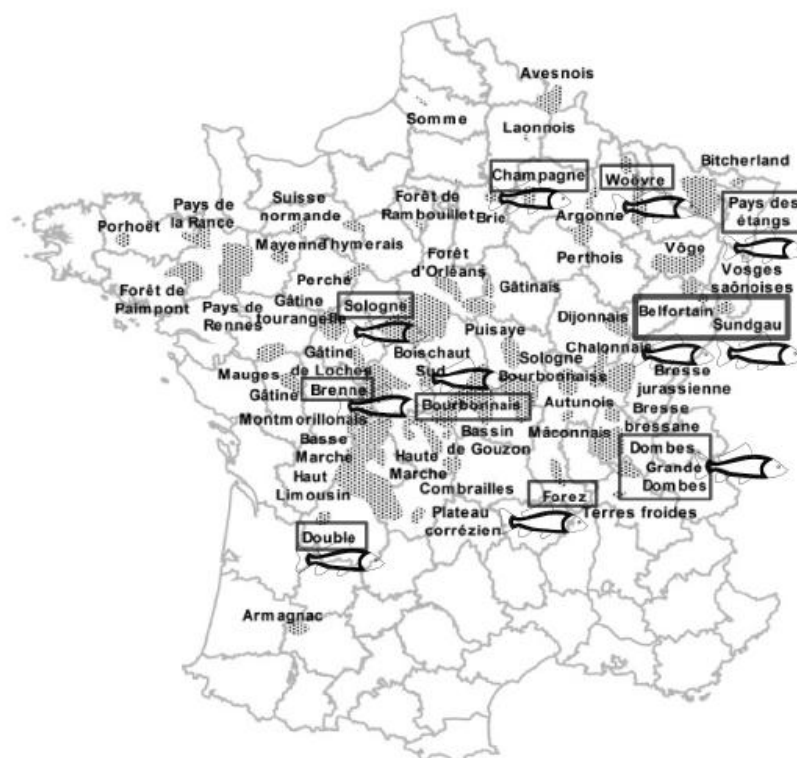


Figure 12. Cartographie des principales régions d'étangs en France. (D'après Bartout et Touchart, 2013).

Au total, la pisciculture d'étangs permet une production nationale d'environ 10 000 tonnes de poissons par an (Le Quéré et Marcel, 1999). La productivité piscicole reste modeste avec un rendement allant de 140 à 300 kg. ha⁻². an⁻¹ en fonction des régions piscicoles, mais aussi des sources considérées (Huet, 1970 ; Chambre régionale d'Agriculture Lorraine, 2005). Cette productivité piscicole relativement modeste peut s'expliquer par le fait que ces **systèmes d'élevage sont quasi-exclusivement gérés de façon extensive** ; ainsi l'apport d'intrants est rare et la productivité est de fait basée sur la richesse trophique naturelle du milieu (Chary, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2013). Dans ces conditions, la croissance du poisson repose principalement sur la productivité du réseau trophique basal. Or, dans les étangs, il a été montré que celle-ci est principalement issue de la production primaire autochtone (phytoplancton, algues et végétaux supérieurs) qui est donc fortement dépendante de la richesse naturelle en nutriments de l'écosystème (Scheffer *et al.*, 2003 ; Scheffer et Van Nes, 2007).

Les espèces communément élevées dans ces systèmes sont la carpe (*Cyprinus carpio*) à hauteur d'environ 55 % de la production, le gardon (*Rutilus rutilus*) avec approximativement 25 %, la tanche (*Tinca tinca*) environ 10 % et les carnassiers également aux alentours de 10 % comprenant principalement le brochet (*Esox lucius*), la perche (*Perca fluviatilis*) et le sandre (*Sander lucioperca*) (FAO, 2010). Les étangs sont typiquement des systèmes de polyculture.

Cette dernière est basée sur « l'association dans un même biotope de plusieurs espèces animales n'entrant pas en compétition et utilisant des niches écologiques différentes » (Billard, 1980). En général, les espèces comme la carpe et/ou la tanche (exploitant majoritairement le benthos), le gardon (exploitant plutôt le pélagos) sont élevées avec une faible proportion de carnassiers (consommateurs de poissons) qui ont une meilleure valeur marchande.

L'élevage des poissons est conduit au cours d'un cycle d'une durée allant de 1 à 3 ans à l'issue duquel les étangs sont vidangés pour faciliter la pêche (Billard, 1995 ; Schlumberger et Girard, 2013).

Un cycle de production (Figure 13) peut être décomposé en quatre phases (Trintignac et Kerleo, 2004 ; Banas, 2011) :

- 1- La phase de remplissage. Sous nos latitudes, le remplissage de l'étang se fait entre l'hiver et le printemps. Cette période est privilégiée en raison d'une pluviométrie en général marquée (Le Bihan et Font, 2008). Le temps de remplissage dépend du type d'étang et donc du mode d'alimentation en eau. En Lorraine, les étangs piscicoles (de barrage essentiellement) se remplissent relativement rapidement (de quelques jours à quelques semaines) en fonction de la taille de l'étang bien sûr, mais également de sa localisation sur le bassin versant et de la pluviométrie.

Avant que ne débute cette phase de remplissage, l'étang est vide avec un système de vidange fermé : il n'y a donc théoriquement plus d'alimentation en eau dans le cours d'eau récepteur en aval.

- 2- La phase de production : Une fois le remplissage terminé, le pisciculteur empoissonne l'étang. Les poissons entrent donc dans une phase de grossissement. Cette période peut durer de 9 mois à plus de deux ans. Elle dépend d'une part des espèces de poissons apportées dans le système et des choix de gestion faits par l'exploitant (par ex. production d'alevins ou grossissement). D'autre part, dans le cas d'une pisciculture extensive sans intrant, elle est également fortement dépendante de la productivité naturelle du système (richesse en nutriments et débris organiques apportés par les cours d'eau tributaires par exemple).
- 3- La phase de vidange : elle va permettre de diminuer le niveau de l'étang et ainsi faciliter la capture des poissons. Elle commence en général à la fin de l'automne et peut durer de quelques jours à quelques semaines en fonction de la taille de l'étang, des systèmes de vidanges et également de la pluviométrie. La pêche va donc pouvoir être réalisée entre novembre et février. Pendant cette période, les températures restent fraîches ce qui garantit une faible activité physiologique des poissons (Le Bihan et Font, 2008). Cela

permet d'éviter des troubles liés à l'hypoxie (favorisée par la turbidité, le colmatage des branchies) et de limiter certaines pathologies.

- 4- La phase d'assec. Après la pêche, l'étang est parfois maintenu en assec. Cette phase peut durer de quelques jours à plusieurs mois. Pendant l'assec, la vase est exondée ce qui facilite la minéralisation de la matière organique (Schlumberger, 2013). Cela permet également de limiter la prolifération d'organismes indésirables et parfois invasifs comme par exemple l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) (Coignet, 2015). Un assec prolongé est en général effectué pour la réalisation de certains travaux d'entretien tels que le curage mécanique de la vase (évitant l'atterrissement du système) ou les restaurations des digues (Schlumberger, 2013 ; Le Bihan et Font, 2008) ou parfois pour la mise en culture de céréales. En Lorraine, la phase d'assec reste très anecdotique (plus de 79 % des étangs ne sont jamais mis en assec) et la plupart des étangs sont généralement remplis directement à l'issue de la pêche (Le Quéré et Marcel, 1999).

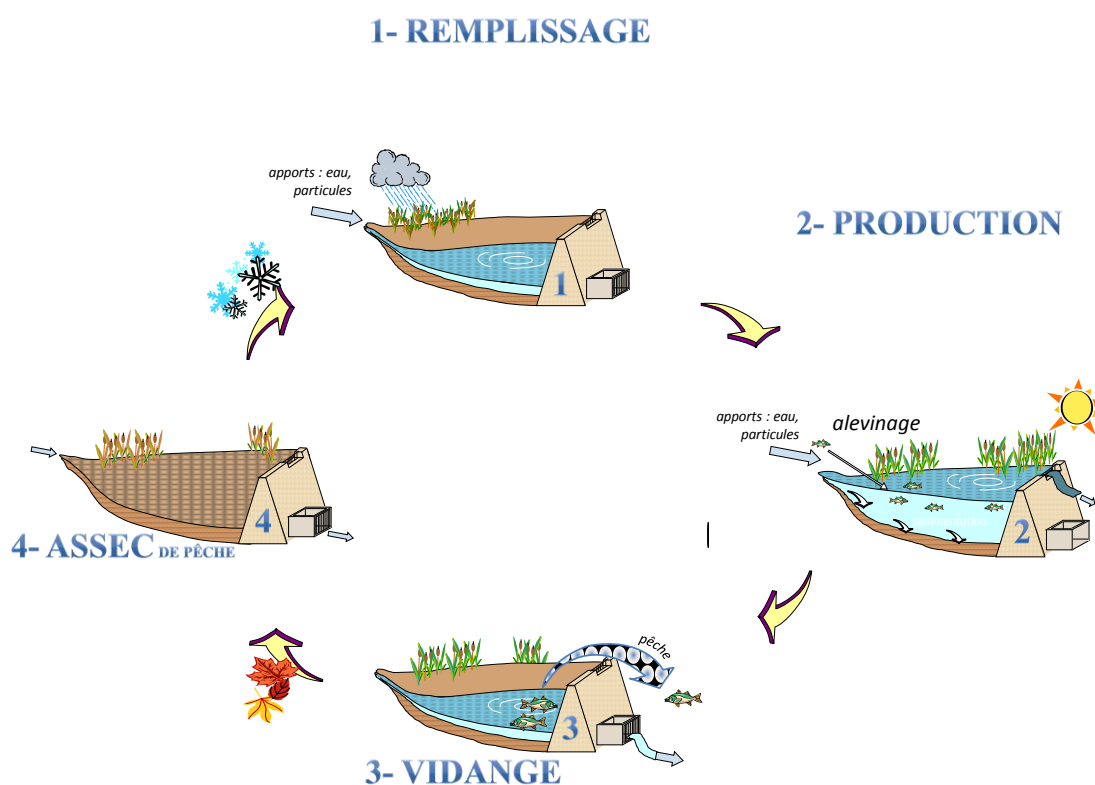


Figure 13. Cycle de gestion d'un étang piscicole (Banas, 2011)

4.3 L'étang, un système favorable à la production autochtone : vers l'autotrophie du milieu

Les étangs s'avèrent être caractérisés par une productivité biologique (animale et végétale) assez élevée, souvent supérieure à celle des eaux courantes (Oertli et Frossard, 2013). C'est d'ailleurs grâce à cette caractéristique qu'ils sont utilisés à des fins de production piscicole et qu'ils peuvent être gérés de façon extensive. En effet, grâce à leurs particularités hydrodynamiques et biologiques (p. ex. faible profondeur, système lentique, ensoleillement important de la masse d'eau), ces systèmes connaissent des conditions physico-chimiques très différentes de celles rencontrées en ruisseaux forestiers (von Einem et Graneli, 2010).

Il a été observé lors de nombreuses études que la production primaire aquatique (autochtone) est linéairement corrélée avec l'ouverture de la canopée (Bunn *et al.*, 1999 ; Kiffney *et al.*, 2003). Ainsi, les étangs sont favorables à la production primaire autochtone qui est réalisée par le phytoplancton principalement en zone pélagique et les macrophytes (hydrophytes sur l'ensemble de la surface en eau et hélophytes en zone littorale). La part de chacune de ces ressources est très variable selon la superficie de l'étang, son ensoleillement, la trophie du système, la saison ou les apports du bassin versant (Scheffer *et al.*, 2003 ; Scheffer et Van Nes, 2007 ; Laas *et al.*, 2012 ; Oertli et Frossard, 2013). De manière générale, Banas *et al.* (2002b) ont constaté que la proportion de MO allochtone diminue au profit de la MO d'origine autochtone avec la taille de l'étang. Dans ces agroécosystèmes, la productivité primaire peut s'avérer relativement importante. En effet, sous nos latitudes, la valeur médiane d'apports de MO particuliers allochtones dans les cours d'eau forestiers a été estimée à plus de 600 g. C m⁻². an⁻¹ (Benfield, 1997). Par ailleurs, certains auteurs ont montré que dans les étangs la MO d'origine phytoplanctonique pouvait dépasser les 2 800 g. C m⁻². an⁻¹ (Torremorell *et al.*, 2009) avec des densités élevées dépassant les 10⁶ cellules.L⁻¹ à certaines périodes de l'année (Szlag-Wasielewska, 1999 ; Torremorell *et al.*, 2009). Il en va de même pour la productivité des ceintures végétales de macrophytes qui peut également être très élevée dans les étangs (1500 à 4500 g. C m⁻². an⁻¹ pour les hélophytes et 50 à 100 g. C m⁻². an⁻¹ pour les hydrophytes ; Wetzel, 1983) avec des productions pouvant dépasser les 12 g. C m⁻². j⁻¹ (Nöges *et al.*, 2009). Ainsi, la nature de la MO détritique (issue de la production primaire) gagnant le fond de l'étang peut être fortement modifiée par cette production primaire autochtone.

La qualité des ressources trophiques est elle aussi modifiée par cette matière organique d'origine autochtone (notamment en ce qui concerne le phytoplancton). Comparativement aux ressources allochtones, elle est généralement plus labile, plus riche en nutriments (N, P), en lipides et présente certains acides gras essentiels nécessaires au développement et à la reproduction de nombreuses espèces peuplant les milieux aquatiques. Ces derniers vont pouvoir

bénéficier de cette matière par consommation directe (p. ex. zooplancton) ou indirecte par les organismes supérieurs de la chaîne trophique.

Par exemple, au printemps et en été, les successions de phases de croissance et de dégénérescence des communautés phytoplanctoniques ou hydrophytiques se traduisent par des apports de MO détritiques autochtones caractérisées par des ratios C/N inférieurs à six (Banas *et al.*, 2002b). A l'échelle annuelle, le ratio C/N des particules sédimentaires fluctue d'un rapport deux en moyenne et d'un rapport quatre localement, selon la proximité aux tributaires et aux berges (Banas, 2011). Concernant la synthèse des lipides, certaines espèces de phytoplancton, d'algues fixées ou encore de cyanobactéries sont également connues pour en synthétiser de grandes quantités. Par exemple, Kreeger *et al.* (1997) ont montré que les lipides pouvaient représenter jusqu'à 50 % de la masse sèche du seston.

Au-delà de la production primaire autochtone (phytoplancton, hélophytes, hydrophytes, épiphytes), la MO autochtone que l'on retrouve dans ces milieux peut également être riche en bactéries, en zooplanctons, en macro-invertébrés et vertébrés et en exsudats (notamment des poissons) qui sont également des ressources trophiques à haute valeur nutritionnelle.

Ainsi, par opposition aux cours d'eau de tête de bassin, la base de la pyramide trophique n'est plus essentiellement basée sur le pool organique déritique d'origine allochtone (pauvre et plutôt réfractaire), mais aussi sur cette production autochtone (dense, riche et plutôt labile). Cette production primaire intense procurant nombre d'habitats et ressources alimentaires à haute valeur nutritionnelle pourrait donc être un des éléments majeurs pouvant expliquer la productivité biologique et la complexification du réseau trophique de ces milieux.

5 L'étang de barrage, un système anthropique : conséquences pour les cours d'eau de tête de bassin

5.1 L'anthropisation des cours d'eau : introduction

Le terme anthropisation s'applique à toute intervention des sociétés humaines sur les éléments naturels (espaces géographiques, écosystèmes ou même milieux semi-naturels). Dans ce cas, l'action de l'Homme est considérée comme un agent « environnemental » pouvant avoir une influence sur la structuration et/ou le fonctionnement de l'écosystème. Le champ couvert par l'anthropisation est vaste : il va des pollutions à la dégradation des écosystèmes en passant par les actions de prélèvement dans les milieux (faune, flore, sol, roche, eau, *etc*) ou encore d'artificialisation par l'intermédiaire de divers aménagements.

Dès lors, on comprend rapidement que les cours d'eau de tête de bassin, de par leur nombre et leur localisation, mais aussi et surtout de par leur forte dépendance vis-à-vis du bassin versant sont susceptibles d'être soumis à des pressions anthropiques en lien notamment avec l'agriculture, les activités industrielles, les rejets urbains, la production d'électricité, *etc* (p. ex. Barmuta *et al.*, 2009). Karr (1991) a défini cinq grandes classes de facteurs environnementaux déterminants pour les cours d'eau et susceptibles de subir des altérations d'origine anthropique pouvant menacer leur « intégrité biotique », c'est-à-dire les relations structure-fonction de ces écosystèmes (Figure 14). Il s'agit des sources autochtones et allochtones de MO et de leurs caractéristiques énergétiques, de la qualité physico-chimique de l'eau, du régime hydraulique ainsi que la structure des habitats qui sont intimement liées (Bunn et Arthington, 2002 ; Eloseg et Sabater, 2013) et enfin des interactions biotiques entre les organismes.

En France, par exemple, de nombreux cours d'eau sont aujourd'hui fortement anthropisés et il est fréquent d'avoir plusieurs types de pressions sur un même cours d'eau, provoquant parfois des altérations multiples de la structure et du fonctionnement de ces derniers. D'ailleurs, l'agriculture (et en particulier si elle est conduite de manière intensive) est présente de manière importante sur les têtes de bassins versant de plaine. Cette agriculture est aujourd'hui reconnue pour être une source majeure de stress pour les cours d'eau (Bernot *et al.*, 2010 ; Vörösmarty *et al.*, 2010) où il est fréquent de constater des effets directs et indirects liés aux pratiques agricoles.

Ces dernières, en gestion intensive (dite conventionnelle) regroupent plusieurs sources de pollutions. Parmi ces dernières, on peut noter l'apport d'engrais, de pesticides⁴, de résidus médicamenteux (issus de l'élevage), de fertilisants organiques et également le travail du sol (labour). Par exemple, concernant les effets directs, il est généralement constaté une augmentation des concentrations en nutriments (Hughes *et al.*, 2008 ; White et Hammond, 2009), en pesticides (Kreuger, 1998) et de la charge sédimentaire (Collins et Anthony, 2008). Ces modifications du compartiment 'Eau' s'accompagnent parfois d'une altération de l'habitat, avec par exemple un recalibrage des berges ou des changements au niveau de la ripisylve (Johnson, 2004). L'ensemble de ces modifications physiques et chimiques peuvent engendrer, par des modes d'actions directes (p. ex. toxicité des molécules, disparition d'habitats par

⁴ En France, la consommation de pesticides est importante et représente de 2 à 2,7 kg de substances actives/ha de surface agricole utile (Le Gall *et al.*, 2013). Il en va de même pour la consommation d'engrais chimiques qui peut par exemple dépasser les 250 à 300 kg N.ha⁻² sur une culture de blé tendre (Arvalis, 2014).

De manière générale, une partie des intrants peut être directement transportée aux ruisseaux sous diverses formes, par des processus de diffusion, de désorption, de dissolution et également par des mécanismes d'érosion et de transport sur des particules fines du sol (Voltz et Louchart, 2001). Ces derniers ont estimé que pour les pesticides cela pouvait représenter de 1 à 10 % des volumes utilisés. Du fait de leurs propriétés et des modes de transferts, ces intrants peuvent donc être potentiellement présents toute l'année dans les ruisseaux aux BV agricoles et provoquer des pics de pollution au niveau des eaux superficielles des cours d'eau (Gaillard, 2014). Même si ces eaux de surface ne reçoivent au total qu'une faible proportion des quantités épandues sur les BV, la pollution de ces milieux par ces intrants agricoles est fluctuante au cours de l'année. Parfois, elle dépasse même des seuils critiques pour les organismes ou entraînent des phénomènes d'eutrophisation (N et P).

recalibrage) ou indirectes (eutrophisation, augmentation de la température, disparition d'habitats par colmatage dus à l'accumulation de matière en suspension, MES) des modifications importantes des communautés d'organismes. Ces modifications des communautés peuvent d'ailleurs s'accompagner d'une perte de la biodiversité (Liess *et al.*, 2008 ; Rasmussen *et al.*, 2012), d'une augmentation des maladies, d'une perturbation du recyclage des nutriments et *a fortiori* d'une altération du fonctionnement de l'écosystème aquatique dans son ensemble (Robinson et Gessner, 2000 ; Schäfer, 2007 ; Rasmussen *et al.*, 2012 ; Peters *et al.*, 2013).

De plus, aux vues des sources de perturbation mentionnées par Karr (1991), il nous semble pertinent d'évaluer l'effet des agroécosystèmes d'étangs en tant que source de stress pour le fonctionnement des CE de tête de bassin.

D'ailleurs, les étangs de barrage sont aujourd'hui considérés comme une pression d'origine anthropique par la DCE (60/CE/2000) en raison de la rupture du continuum écologique et sédimentaire qu'ils induisent sur les écosystèmes lotiques. Mais, d'autres acteurs considèrent ces milieux comme des écosystèmes remarquables de par leurs caractéristiques biologiques et hydrodynamiques avec des propriétés intrinsèques permettant de rendre de nombreux services aux sociétés humaines. Ces agroécosystèmes sont fréquemment rencontrés sur les réseaux hydrographiques de tête de bassins agricoles et forestiers. De fait, au niveau des CE dans les bassins agricoles, ils pourraient également jouer un rôle d'atténuation des pollutions (Gaillard, 2014).

Plus globalement, l'effet des étangs de barrage sur le fonctionnement biologique des cours d'eau de tête de bassin reste encore mal connu. Pourtant, le « bon état écologique » permettant le maintien du fonctionnement écologique des cours d'eau est un enjeu majeur dans le maintien du renouvellement de la ressource en eau. Il s'agit dans la partie qui suit de répertorier les atouts et risques que peuvent fournir de tels systèmes ainsi que les points de rupture qu'ils pourraient occasionner sur le fonctionnement de ces cours d'eau.

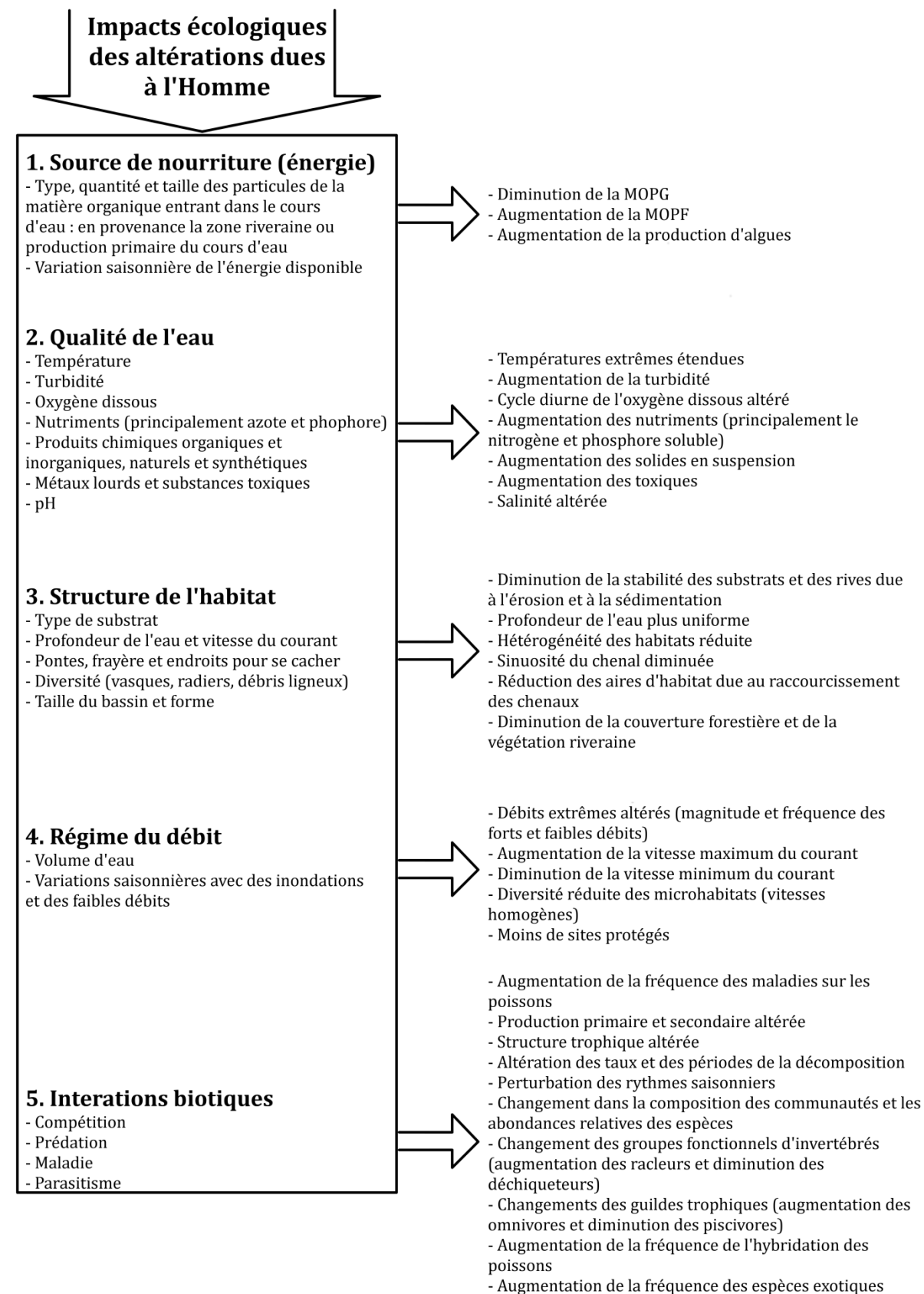


Figure 14. Pressions anthropiques et effets sur les paramètres environnementaux primordiaux pour le maintien de l'intégrité biotique des cours d'eau (traduit de Karr, 1991). MOPG : Matière Organique Particulaire Grossière. MOPF : Matière Organique Particulaire Fine.

5.2 Les étangs : des écosystèmes reconnus pour la multitude de services écosystémiques rendus

Les étangs à vocation piscicole sont aujourd'hui reconnus pour la multitude de services qu'ils peuvent fournir aux sociétés humaines (Millenium Ecosystem Assessment (MEA), 2005 ; Aubin *et al.*, 2014 ; Mathé et Rey-Valette, 2015). Aubin *et al.* (2014) ont rassemblé une typologie de 17 services propres aux étangs à vocation piscicole qu'ils ont replacés dans les 4 grandes catégories de services initialement décrites dans le document du MEA (2005). (Tableau 2).

Ce travail met en exergue les multiples enjeux des agroécosystèmes 'Etangs' et milite ainsi pour leur maintien. De plus, concernant le service de support de la biodiversité, il faut savoir qu'une partie des espèces végétales se développant dans ces milieux ont des statuts de protection particuliers du fait de leur rareté (p. ex. *Caldesia parnassifolia*, Pinet et Hélan, 2015). De plus, il est à souligner que cette richesse végétale fournit des habitats variés à nombre d'espèces d'oiseaux dépendantes des milieux aquatiques (p. ex. *Botaurus stellaris*, *Acrocephalus melanopogon*, *Circus aeruginosus*), d'amphibiens (p. ex. *Triturus helveticus*, *Rana dalmatina*, *Bufo calamita*), de tortues d'eau (*Emys orbicularis*), d'odonates (p. ex. *Leucorrhinia pectoralis*) et de poissons (p. ex. *Esox lucius*) pouvant également avoir un fort intérêt patrimonial. Cette biodiversité remarquable justifie d'ailleurs que de nombreux étangs bénéficient d'un statut de protection (régional, national, voire international) ou soient inclus dans le périmètre de zonages territoriaux dont la vocation porte sur la mise en valeur des richesses naturelles (zones Ramsar, ZNIEFF, Parcs naturels régionaux, sites Natura 2000, espaces naturels sensibles).

Tableau 2. Récapitulatif de quelques services écosystémiques rendus par les étangs piscicoles. D'après Aubin et al. (2014)

Services Culturels	
Lien avec la religion, la culture locale, les traditions	Certaines espèces de poissons élevés en étangs pérennisent des recettes locales (carpe en France ou « <i>pindang patin</i> » en Indonésie). L'implantation des étangs piscicoles date du Moyen Age en Europe et les poissons d'étang sont souvent présents sur les armoiries des villes, témoignage du rôle patrimonial de l'activité. Les pêches annuelles font souvent l'objet de fêtes traditionnelles.
Source d'inspiration et valeur sentimentale	Monet pour son tableau «les Nymphéas» s'est inspiré des nénuphars de son étang à Giverny. Les étangs sont souvent un sujet pour les photographes (cartes postales).
Apprentissage d'un savoir-faire	Dans les régions de tradition piscicole, les pratiques et savoir-faire font partie du patrimoine local et sont valorisés dans des musées (ex. musée des étangs de Lindre en Lorraine).
Sensibilisation à l'environnement	L'importante biodiversité dans les zones d'étangs piscicoles, notamment les oiseaux migrateurs, conduit fréquemment à développer des sentiers de randonnée et des sites d'observation. Les étangs sont des sites de prédilection pour l'éducation à l'environnement et donnent lieu à des excursions éducatives par les groupes scolaires (classes vertes).
Chasse et pêche	Les étangs piscicoles offrent des activités récréatives de pêche de loisir et de parcours de pêche organisés (« <i>pesque paque</i> » au Brésil ou « <i>kolam mancing</i> » en Indonésie). La production d'alevins pour le repeuplement soutient la pêche de loisir en cours d'eau et en plan d'eau. Les étangs piscicoles sont aussi des lieux privilégiés pour la chasse au gibier d'eau.
Tourisme, écotourisme, paysage	L'attrait touristique des zones d'étangs piscicoles résulte des paysages particuliers générés par la présence de nombreux étangs (ex. communication touristique de la Benne en France repose sur le fait d'être «la région des mille étangs»)
Services de support (maintien de la biodiversité)	
Production primaire et soutien des cycles naturels des nutriments	Les étangs piscicoles sont des milieux favorables à la production d'algue (plancton, épiphytes) et de végétaux aquatiques ou amphibies et ont une fonction d'auto-épuration permettant le recyclage des nutriments.
Zones de refuge, de nidification et de frayère	Les étangs piscicoles et leurs zones humides associées fournissent des zones d'habitat ou de refuge pour de nombreuses espèces d'oiseaux, de plantes ou d'espèces aquatiques (poissons, batraciens, crustacés, insectes, etc.).
Entretien des sols	En retenant les eaux, les étangs contribuent à limiter l'érosion des sols.

Services d'approvisionnement	
Production de poisson	La production de poisson pour la consommation humaine est à l'origine de la création des infrastructures aquacoles. Il peut s'agir d'une espèce ou de plusieurs en polyculture, voire d'autres espèces que les poissons (mollusques, crustacés, plantes aquatiques)
Réservoir d'eau douce	La fonction de réservoir d'eau peut être directe ou indirecte selon que les étangs contribuent à l'irrigation ou au rechargement des nappes.
Production de fibres	Exploitation des roselières (chaume) ou production de fourrage provenant de l'entretien des berges ; fourniture de combustible issu de la végétation des berges (ripisylve)
Apport de fertilisants	Les boues piscicoles permettent des cultures sur assec ou peuvent être utilisées comme engrais pour la production de végétaux sur les berges ou des productions agricoles avoisinantes
Services de régulation	
Régulation du climat	Les étangs piscicoles peuvent agir comme puits de carbone ou contribuer à la régulation du climat local (température, humidité de l'air).
Régulation hydrologique	Les étangs piscicoles contribuent à recharger les nappes phréatiques et à écrêter les phénomènes de crue. Agissant comme des retenues, ils peuvent aider à contenir les incendies.
Régulation des maladies humaines et animales	L'aquaculture peut utiliser des espèces invasives d'autres agro-systèmes et contribuer à la régulation des pathogènes de ces milieux (ex. des cichlidés malacophages sont utilisés pour contrôler le développement des limnées, vecteur de la bilharziose).
Rétention des pollutions et dépollution	Les étangs piscicoles épurent l'eau en dégradant les matières organiques, en piégeant les métaux lourds dans les vases ou en métabolisant les polluants organiques.

5.3 Les étangs de barrage : des systèmes de remédiation pour la qualité des eaux de surface

Parmi les services écosystémiques listés dans le paragraphe précédent, nous souhaitons mettre en exergue le système de remédiation (nommé « rétention des pollutions et dépollution » dans les services de régulation) qui pourrait s'avérer d'importance majeure pour le fonctionnement biologique des CE de tête de BV en milieu agricole.

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, les cours d'eau de tête de bassin sont principalement caractérisés par trois types de pressions d'origine principalement agricole : les pesticides, les apports organiques ou chimiques de nutriments et les apports de particules de sol.

Il a été montré que l'implantation de zones humides artificielles ou naturelles sur des cours d'eau, des fossés de drainage pouvaient permettre l'atténuation des contaminations (Fiener *et al.*, 2005 ; Rose *et al.*, 2006 ; Grégoire *et al.*, 2008 ; Imfeld *et al.*, 2009 ; O'Geen *et al.*, 2010). Dans ce type de dispositif, ces auteurs ont mesuré des atténuations allant de 0 à 88 % des flux de pesticides. Cette variabilité importante des résultats peut être en partie expliquée par la nature des pesticides considérés, par la surface de l'étang (qui influence le temps de rétention hydraulique dans ces systèmes), par le ratio étang/BV (Lazartigues *et al.*, 2013a, b), par la nature et la quantité de sédiments ainsi que par la densité de végétation dans ces systèmes.

Par ailleurs, en parallèle des mesures de pesticides, Fiener *et al.* (2005) ont également montré une atténuation de la charge sédimentaire de 54 à 85 % dans des mares temporaires créées en contrebas de parcelles agricoles.

Les étangs piscicoles en tant que zones humides, grâce à leurs propriétés particulières (temps de résidence de l'eau important, forte production primaire, nature des sédiments riches en matière organique) peuvent être un atout pour la qualité d'eau dans les bassins versants agricoles. D'ailleurs, leur efficacité a déjà été montrée sur l'ensemble d'un cycle piscicole vis-à-vis de la réduction des concentrations en pesticides, mais également des charges azotées, phosphorées et sédimentaires (Banas, 2001 ; Banas *et al.*, 2002a ; Banas *et al.*, 2008 ; Gaillard *et al.*, 2016a, 2016b). En effet, Gaillard *et al.* (2016ab) ont montré que l'étang de barrage pouvait induire une réduction de 49 à 99 % des pics de concentration et de 0 à 100 % des flux annuels de pesticides dans les cours d'eau récepteurs. De plus, les bilans entrée-sortie réalisés sur l'ensemble d'un cycle de production conduiraient à la rétention de 65 à 106 kg N.ha⁻² d'azote total, de 1,6 à 8,7 kg P.ha⁻² de phosphore total et 3610 à 6220 kg.ha⁻² de MES (Banas, 2001).

Pour résumer, **les étangs jouent un rôle dans la remédiation en retenant une partie des pollutions diverses issues de l'agriculture. Ainsi, les étangs pourraient jouer un rôle dans le maintien de services écosystémiques pour les cours d'eau de tête de bassin en lien avec la qualité de l'eau et le maintien des organismes les plus polluo-sensibles aux pollutions chimiques.**

5.4 Les étangs de barrage : point de rupture du continuum écologique et fonctionnel ?

Malgré les aspects positifs des étangs évoqués ci-dessus et qui sont principalement recevables pour les bassins versants agricoles (par opposition aux étangs implantés sur des bassins

versants forestiers), les étangs sont tout de même décriés pour leurs impacts sur la qualité physico-chimique de l'eau et la rupture du continuum (Le Louarn et Bertru, 1991 ; DCE, 2000).

De nombreuses études ont montré l'impact des barrages sur les compartiment abiotique et biotique ainsi que sur le fonctionnement global des cours d'eau (p. ex. Jalon *et al.*, 1994 ; Bunn et Arthington, 2002 ; Menéndez *et al.*, 2012 ; Elozegi et Sabater, 2013 ; Gonzalez *et al.*, 2013 ; Martinez *et al.*, 2013 ; Aristi *et al.*, 2014). Ces études sont principalement réalisées sur des lacs de barrage et sur des cours d'eau de taille assez importante (ordre 3 et plus). Sur ces systèmes, on trouve de nombreux poissons et un des principaux problèmes pointé par certaines de ces études est la rupture de la continuité écologique en lien avec la mobilité des espèces pour se rendre vers les zones de reproduction ou d'alimentation. Par ailleurs, à notre connaissance, peu d'études se sont intéressées aux rôles des étangs de barrage sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin (ordres 1 ou 2 pouvant avoir un caractère temporaire). Le Louarn et Bertru (1991) ont tout de même souligné l'effet potentiel des étangs sur les communautés de poissons et notamment sur les Salmonidés dans les rivières de première catégorie. Pourtant, il est à noter que les régions d'étangs sont pour beaucoup localisées sur des zones de plaine, au niveau de cours d'eau de seconde catégorie (aux substrats naturellement argileux) où les Salmonidés sont rares⁵. De façon générale, dans les hydrosystèmes d'ordres 1 ou 2 ayant parfois un caractère temporaire, les communautés piscicoles sont rares. Par ailleurs, du fait de leur caractère temporaire, on peut supposer que les communautés d'invertébrés, ayant un cycle de vie exclusivement aquatique, vont également devoir migrer vers des zones pérennes pour échapper à l'assèchement estival des cours d'eau ou recoloniser le milieu en période de hautes eaux (Acuña *et al.*, 2005). Dans ces conditions, le barrage lié à la présence de l'étang pourrait limiter la recolonisation des zones en amont de l'étang par rupture du continuum écologique.

Actuellement, sur les étangs de barrage, les études recensées traitent principalement des propriétés physico-chimiques des cours d'eau récepteurs (Banas *et al.*, 2002a, 2008 ; Ham *et al.*, 2006 ; Touchart et Bartout, 2010 ; Gaillard *et al.*, 2016a et b).

Concernant les propriétés chimiques, malgré le bilan positif énoncé dans la partie précédente, Banas *et al.* (2002a) ont montré qu'il existait une **période critique correspondant à la phase de vidange-pêche de l'étang** (*cf.* § 4.2.) qui pouvait s'accompagner d'un relargage important d'azote, de phosphore et de MES. Lors de cette phase, les MES peuvent parfois atteindre ponctuellement 10 g.L⁻¹ dans le ruisseau en aval (Banas *et al.*, 2002a). Or, cette matière fine en suspension pourrait entraîner au niveau du cours d'eau en aval un colmatage important du lit de

⁵ Sont classés en seconde catégorie, tous les cours d'eau ou portions de cours d'eau, lacs et canaux non classés en première catégorie. Ce sont les eaux où les poissons blancs et les carnassiers dominent. Par opposition les cours d'eau de première catégorie sont ceux où dominent les Salmonidés.

la rivière, une banalisation et une **homogénéisation des habitats** et également une **asphyxie directe des organismes** aquatiques par colmatage de leurs branchies.

De plus, l'augmentation du débit en aval pourrait causer des **dérives importantes des communautés** de macro-invertébrés benthiques. Pour finir, lors de cette phase de vidange, il a également été constaté des **introductions d'espèces non natives des cours d'eau de tête de bassin**. Ces dernières peuvent être des espèces d'intérêt piscicole mais également des espèces allochtones (p. ex. *Procambarus clarkii*, *Silurus glanis*) qui se développent dans les étangs (Le Louarn et Bertru, 1991 ; Coignet, 2015). Ces espèces allochtones modifient le réseau trophique dans les cours d'eau et les relations proies-prédateurs.

La phase de remplissage⁶ hivernale ou printanière peut également être critique pour le compartiment biotique du cours d'eau. En effet, durant cette phase, les vannes sont fermées, le déversoir n'est pas noyé. Par conséquent, il n'y a **théoriquement pas d'eau qui alimente le cours d'eau** en aval, ce qui peut être très **dommageable pour les communautés en place**. Dans les faits, ce paramètre est à moduler pour plusieurs raisons : (i) le remplissage est rapide, (ii) il y a souvent à cette saison une alimentation latérale en eau par le ruissellement, (iii) la pente est faible et il y a beaucoup d'embâcles, ce qui permet la présence de « trous d'eau » *a minima*, enfin (iv) nombre d'étangs présentent des fuites au niveau de la digue qui assurent le maintien d'un débit minimum (observation personnelle).

La phase la plus longue du cycle est la **phase de production**. Même si elle représente une phase de pseudo-équilibre entre les entrées d'eau et les sorties, elle n'est pas sans effet sur le ruisseau. Concernant les propriétés physiques de l'eau, Bartout et Touchart (2013) constatent par exemple une **élévation moyenne de la température de l'eau** en aval des étangs de l'ordre de 1 à 2°C en fonction du système de vidange de l'étang avec des maximums pouvant dépasser les 8°C sur de courtes périodes. L'élévation des températures dans les cours d'eau récepteurs a des répercussions sur le métabolisme, la physiologie des espèces les plus thermosensibles mais peut également favoriser le développement des micro-organismes dans le cours d'eau (p. ex. Le Louarn et Bertru, 1991 ; Sridhar et Bärlocher, 1993 ; Ferreira et Chauvet, 2011). La hausse des températures de l'eau entraîne également une diminution de la teneur en oxygène dissous ce qui peut renforcer les effets néfastes sur les espèces ayant une respiration aquatique.

Les modifications de la qualité physico-chimique de l'eau ainsi que de la disponibilité des habitats **influencent de manière importante les niches écologiques des ruisseaux** (Bunn et Artington, 2002). Par conséquent, les organismes les plus sensibles à ces modifications

⁶ L'**assec** (réalisé avant la phase de remplissage) étant très rare en Lorraine, son effet n'est pas détaillé dans ce travail de thèse.

pourraient disparaître au profit d'espèces plus adaptées **modifiant ainsi la structure et la composition des communautés du ruisseau en aval.**

Par ailleurs, **l'augmentation de la trophie** dans les cours d'eau récepteurs est également un élément mis en avant par certains auteurs (Le Louarn et Bertru, 1991 ; Raczynska *et al.*, 2013). Elle peut être due aux effluents particuliers ou dissous relâchés lors de la phase critique de vidange (Le Louarn et Bertru, 1991 ; Banas *et al.*, 2002, 2008), à la forte production primaire (Benfield, 1997 ; Szelag-Wasielewska, 1999 ; Torremorell *et al.*, 2009) et aux fèces des poissons dans ces systèmes. Cette matière organique autochtone peut entraîner une modification de la nature et de la quantité de la MO arrivant dans le ruisseau. Dans le paragraphe 5.3., il a été indiqué que cette MO était caractérisée par des particules fines, une forte labilité et une richesse en nutriments. En se dégradant, celle-ci pourrait entraîner un enrichissement en azote dans le cours d'eau en aval. Des études en laboratoire et *in situ* ont montré qu'une augmentation des nutriments pouvait favoriser la croissance fongique et bactérienne dans les cours d'eau et ainsi modifier l'activité de décomposition microbienne des litières (Suberkropp, 1998 ; Robinson et Gessner, 2000 ; Danger *et al.*, 2013 ; Ferreira *et al.*, 2015).

En se basant sur les concepts du « River Continuum Concept » et du « River Habitat Template », on peut supposer que l'apport de cette matière organique plus fine, plus labile et plus riche en nutriments peut également avoir un **impact important sur la structure des communautés d'invertébrés** au niveau du cours d'eau récepteur (Vannote *et al.*, 1980 ; Townsend et Hildrew, 1994 ; Galloway *et al.*, 2003 ; Cross *et al.*, 2006) **ainsi que sur leurs « niches trophiques »**. On peut par exemple supposer que les organismes les plus généralistes pourraient se détourner de la MO allochtone plutôt réfractaire et énergétiquement pauvre au profit de cette MO autochtone. Pour les mêmes raisons, on peut également émettre l'hypothèse d'une augmentation de la proportion de taxons collecteurs dans les cours d'eau en aval des étangs.

Les effets des étangs sur les écosystèmes aquatiques lotiques de tête de bassin sont donc complexes et contrastés selon l'étape du cycle de gestion. Ainsi, pouvant modifier la structure, la qualité des habitats, les niches écologiques et en particulier la nature des interactions trophiques entre les organismes, nous faisons l'hypothèse que l'étang modifie le fonctionnement global de l'écosystème. Il s'agit donc d'**étudier l'effet de l'étang à partir d'outils intégratifs permettant d'étudier à la fois des modifications structurales et fonctionnelles de l'écosystème aquatique lotique de tête de bassin versant.**

6 Présentation du site d'étude et recensement des pressions anthropiques sur les bassins versants

Comme nous avons pu le voir précédemment, la Lorraine présente de nombreux étangs de barrage dont une large partie est localisée dans le « pays des étangs » (Figure 15). En effet, la Lorraine est la troisième région piscicole de France avec des surfaces dédiées représentant plus 7 000 ha pour une production de 1 100 tonnes de poissons par an (Le Quéré et Marcel, 1999 ; CRAL, 2005).

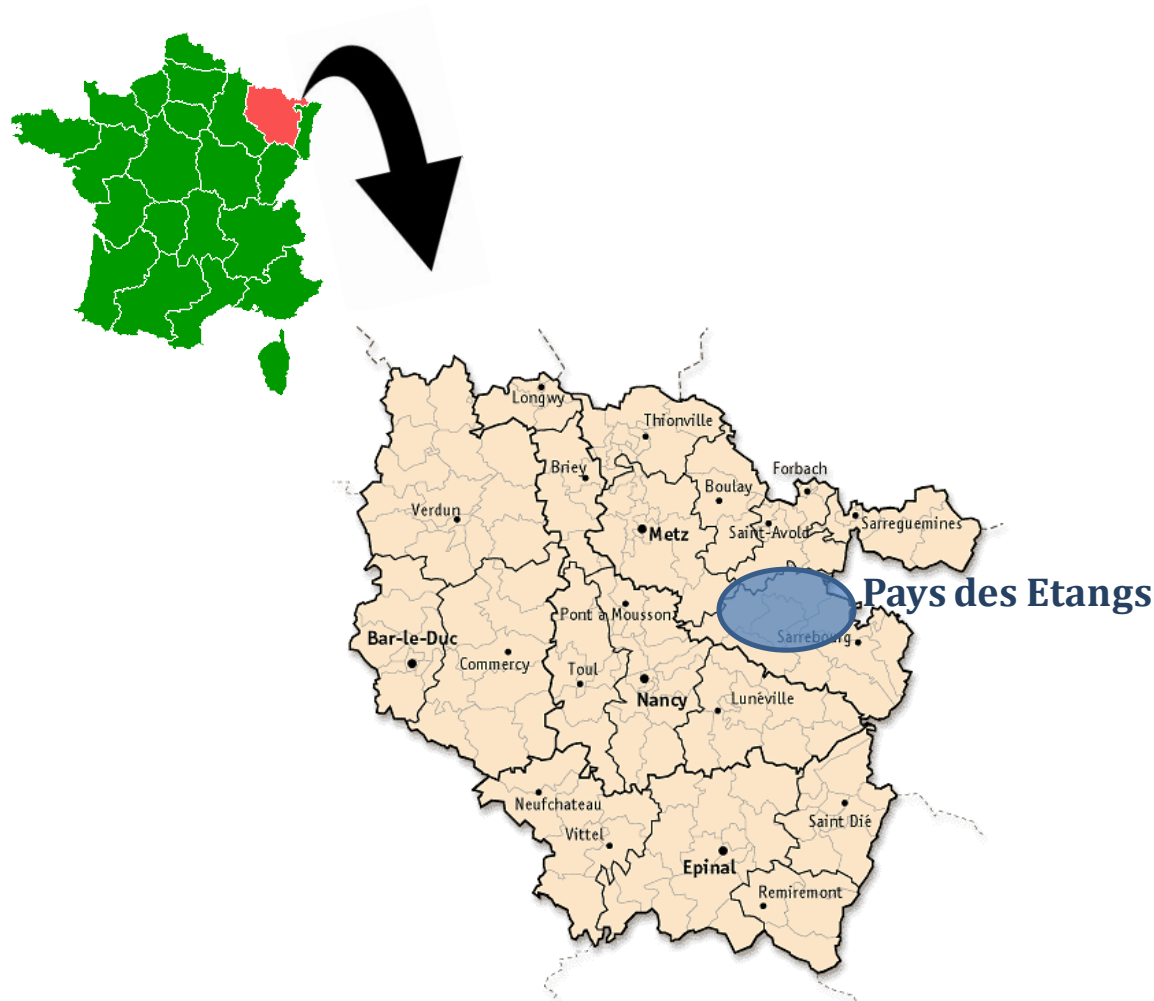


Figure 15. Localisation de la zone d'étude du « Pays des Etangs » de Lorraine.

Dans cette région, le climat est semi-continental. La température moyenne annuelle est d'environ 10,7 °C, avec des températures moyennes mensuelles allant de 2,2°C en janvier à 19,7°C en juillet. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 800 mm et sont globalement assez bien distribuées sur l'ensemble de l'année. Une période plus sèche s'étale du mois de juillet au mois d'août et une période plus humide se présente de novembre à mars (30 ans de données, Château-Salins, MétéoFrance, 2011). Les cours d'eau de tête de BV lorrains étant principalement

alimentés par les eaux de pluies vont, du fait de cette climatologie estivale, naturellement connaître pour la plupart une période d'assec.

Parce que les étangs de barrage s'inscrivent dans la majorité des cas au niveau des cours d'eau temporaires, ces derniers n'abritent pas ou peu de communautés piscicoles. Cela justifie le fait que pour notre étude, nous nous sommes attachés pour l'essentiel à l'étude des MIB.

Dans cette région, l'occupation du sol sur les têtes de bassin versant est dominée par l'agriculture et la forêt. Les surfaces agricoles sont majoritairement gérées de façon conventionnelle et sont dominées par la culture de trois céréales que sont le colza (*Brassica napus*), le blé (*Triticum sp.*) et l'orge (*Hordeum vulgare*). Avec l'élevage bovins alimentés par du maïs ensilé et de l'herbe, ces surfaces représentent 76 % des terres arables cultivées en Lorraine (Agreste, 2014). Les surfaces forestières de la plaine et des plateaux lorrains sont principalement gérés par l'Office National des Forêts (ONF). Les surfaces forestières sont dominées par des feuillus avec comme essences dominantes le hêtre (*Fagus sylvatica*), le chêne (*Quercus sp.*) et le charme (*Carpinus betulus*). Toutefois, les plans de gestion de l'ONF portent une attention particulière à la gestion (exploitation, essences, travaux) à réaliser aux abords des cours d'eau afin de minimiser les impacts de cette gestion sur les hydrosystèmes avoisinant (ONF, 2006).

Les informations sur l'occupation des sols permettent également de souligner que les têtes de bassin dans ces milieux sont de fait peu soumises aux rejets d'eaux usées d'origines domestiques ou industrielles.

Dans ce contexte, même si la gestion sylvicole peut s'avérer être un facteur d'anthropisation (p. ex. exploitations forestières, amendements, passages d'engins, etc.), la gestion des parcelles forestières effectuée en fonction de leur proximité avec les cours d'eau permet de limiter ces pressions. Ainsi, les pressions liées à la gestion forestière restent de moindre ampleur que celles liées aux surfaces agricoles dans les têtes de BV de Lorraine. Les principales pressions auxquelles sont soumis les CE de tête de bassin sont des pressions liées à l'agriculture (Gaillard, 2014)⁷.

Du fait de l'occupation des sols en Lorraine, les BV où sont localisés ces étangs sont donc majoritairement dominés par des terres arables et/ou de la forêt.

⁷ En Lorraine, en 2006, c'était près de 1 240 tonnes de substances actives qui étaient vendues chaque année. Ces dernières comptaient 790 tonnes d'herbicides, 200 tonnes de fongicides, 20 tonnes d'insecticides, 30 tonnes de molluscicides et 200 tonnes de régulateurs de croissance (Groupe Régional d'Action Contre la Pollution Phytosanitaire de l'Eau, 2006). En termes de substance actives répandues dans les champs, Gaillard (2014) a estimé que cela représentait entre 0,5 et 1 kg. ha⁻².

QUESTIONS DE RECHERCHE ET ENJEUX DE LA THÈSE

Si les conséquences des systèmes de production piscicole intensive sur l'écologie et le fonctionnement des écosystèmes sont particulièrement étudiées que ce soit en milieu marin (p. ex. Mazzola et Sarà, 2001 ; Sarà *et al.*, 2004 ; Sarà, 2007) ou en milieu continental (p. ex. Tello *et al.*, 2010 ; Guilpart, 2013), les études sur les productions piscicoles extensives que sont les étangs le sont beaucoup moins.

Certes, les étangs contribuent à nombre de services écosystémiques mais il ne faudrait pas occulter certains aspects qui doivent nous interpeller, notamment ceux en lien avec la rupture du continuum fluvial, les modifications chimiques et physiques au niveau des milieux récepteurs et qui pourraient impacter le fonctionnement biologique des cours d'eau de tête de bassin. Force est de constater que peu d'études se sont emparées de ces questions et l'ambition de notre travail est donc **d'étudier l'effet de l'étang de barrage sur le compartiment biotique et de manière plus globale sur le fonctionnement des CE de tête de bassin.**

Autrement dit,

La présence d'un étang de barrage de production piscicole extensive sur un cours d'eau de tête de bassin versant de plaine affecte-t-elle les communautés biologiques (micro-organismes mais également et surtout macro-invertébrés) et le fonctionnement trophique de ces cours d'eau de tête de bassin ?

Nous faisons l'hypothèse que le cours d'eau en aval de l'étang va connaître une modification de la nature et de la quantité de MO (augmentation du ratio MOPF/MOPG, augmentation de la qualité nutritive), une variation des paramètres physico-chimiques (p. ex., température, oxygène, nutriments) entraînant une modification physique des habitats et de la trophie du système. Ainsi, en s'appuyant sur les concepts du *River Continuum Concept* (Vannote *et al.*, 1980) et du *River Habitat Template* (Townsend et Hildrew, 1994), on peut supposer que l'on va observer une modification des communautés d'invertébrés et par conséquent du fonctionnement du cours d'eau récepteur en aval.

Notre seconde hypothèse est que l'impact de l'étang de barrage sur les ruisseaux inscrits en tête de bassin peut être modulé par le niveau d'anthropisation du BV. En effet, grâce aux particularités hydrodynamiques et biologiques des étangs, ces derniers pourraient avoir un rôle de remédiation permettant de réduire les perturbations sur les CE au niveau des bassins versants fortement anthropisés par l'agriculture. En revanche, sur les écosystèmes moins

anthropisés leur effet pourrait être plus négatif en augmentant par exemple le degré de trophie des ruisseaux plus en aval.

D'autre part, l'effet des étangs sur la biologie et le fonctionnement des écosystèmes lotiques est difficile à appréhender à chaque phase du cycle de gestion piscicole du fait notamment de la rapidité (dans le temps) de certaines de ces phases. Pour ce travail de recherche, j'ai choisi de m'intéresser à **la phase de production**. Ce choix s'est basé sur le fait que c'est une phase d'équilibre, où nous pouvions avoir de l'eau dans les cours d'eau à l'amont et à l'aval de l'étang ce qui n'est pas nécessairement le cas sur toutes les phases du cycle de gestion piscicole, notamment avec des CE au caractère temporaire.

Notre question de recherche a donc été appréhendée au travers d'une approche *in situ* lors de **la phase de production en ayant recours à des indicateurs intégrateurs du fonctionnement biologique des écosystèmes de cours d'eau de tête de bassin versant**. L'utilisation **d'indicateurs intégrateurs et fonctionnels est particulièrement intéressante pour étudier les effets de perturbations multiples** (agriculture et étangs) **et complexes** (modification des sources de MO, physico-chimie) sur le fonctionnement écologique des écosystèmes aquatiques lotiques. L'approche *in situ* a été choisie car, même si l'interprétation des résultats peut être plus difficile (particularités et spécificités des sites), elle permet une vision plus globale et réaliste des effets de ces systèmes de production qu'une approche réalisée en mésocosme par exemple.

Dans ces travaux, les **étangs sont considérés comme des « boîtes noires »**, leur fonctionnement n'est pas étudié. Nous avons alors fait le choix d'étudier l'effet de l'étang en **comparant :**

- **le fonctionnement écologique du cours d'eau le long d'un gradient amont et aval par rapport à l'étang.**
- **le fonctionnement écologique de cours d'eau modifiés par la présence d'un étang à celui de cours d'eau qualifiés de référence, à comprendre dans ce travail comme ne comprenant pas d'étang sur leur continuum.** En effet, du fait de la rupture du continuum écologique posé par le barrage sur des cours d'eau pouvant avoir une phase d'assec l'été, nous avons émis l'hypothèse que le barrage pouvait également influencer les communautés d'invertébrés et *a fortiori* le fonctionnement biologique du cours d'eau en amont. Ainsi, cette approche novatrice a permis de tester cette hypothèse.

Le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin versant étant principalement basé sur **l'intégration et l'utilisation des ressources allochtones par l'intermédiaire de l'action des micro-organismes décomposeurs et des invertébrés déchiqueteurs**, c'est **l'étude de ce compartiment qui va être approfondie** dans ces travaux de recherche.

Dans le cadre de ce travail (Chapitres 2 et 3), nous avons **utilisé un indicateur basé sur** la vitesse de décomposition des litières allochtones **et les principaux acteurs qui y sont rattachés** (organismes détritivores et décomposeurs). Cet indicateur nous permet ainsi d'avoir une vision globale du fonctionnement du système (p. ex. Gessner et Chauvet, 2002). Cet outil a été déployé durant la période hivernale et printanière **afin d'apprécier le fonctionnement biologique de nos ruisseaux temporaires de plaine pendant les phases de hautes eaux**.

Pour répondre à la problématique générale, nous avons construit la démarche scientifique en trois temps, qui feront l'objet des trois prochains chapitres :

(i) **Le fonctionnement de ruisseaux inscrits en tête de BV et positionnés en aval d'étang de barrage est-il modulé par l'occupation des sols (agriculture *versus* forêt) ?**

Plus en détail, ce chapitre 1 de la thèse est consacré à l'étude de l'effet des étangs sur les taux de décomposition des litières forestières en comparant la réponse de l'écosystème lotique dans deux types de BV : agricoles et forestiers. Les communautés d'invertébrés (en termes de taxons et groupes fonctionnels) et les biomasses d'hyphomycètes associées à la décomposition des litières seront étudiées pour appréhender l'effet du bassin versant et de l'étang sur la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés.

(ii) **Comment s'exprime la rupture du continuum écologique et fonctionnelle liée à l'étang sur la structure et le fonctionnement des systèmes lotiques dans des BV forestiers « peu » anthropisés ?**

C'est autour de cette question que sera développé, dans le deuxième chapitre, l'effet de l'étang, à l'aide d'une approche basée sur le suivi et l'évolution des taux de décomposition des litières forestières sur le continuum longitudinal de cours d'eau de tête de bassin versant entravés ou non par des étangs de barrage.

(iii) La matière organique autochtone produite dans l'étang est-elle utilisée et intégrée par les réseaux trophiques basaux, modifie-t-elle les relations sources-consommateurs des invertébrés du cours d'eau ?

Dans les ruisseaux d'« extrême » tête de BV, les invertébrés déchetiers utilisent principalement les ressources allochtones pour se développer. Celles-ci n'étant pas très appétantes, ils pourraient s'en détourner et consommer préférentiellement la matière organique autochtone plus labile (produite principalement dans l'étang). Dans ce troisième chapitre, l'analyse des ratios en isotopie stable est utilisée pour identifier les éventuels changements de régimes alimentaires des différents groupes taxonomiques et fonctionnels d'invertébrés impliqués dans la décomposition des litières. Ainsi, l'utilisation de métriques récentes et des modèles de mélanges permettant d'identifier des changements et des modèles de mélanges permettra d'identifier les modifications de la niche trophique et de comprendre l'effet de l'étang sur le fonctionnement trophique des écosystèmes en aval d'étang.

Pour terminer, une **discussion générale de l'ensemble des résultats et des perspectives à apporter aux travaux** est présentée dans le dernier chapitre de ce manuscrit.

CHAPITRE I : INTÉRÊT DE CONSIDERER L'OCCUPATION DU SOL POUR APPRÉHENDER L'EFFET DE L'ÉTANG

ARTICLE 1:

Catchment land use-dependent effects of barrage fishponds on the functioning of headwater streams

« Accepté dans *Environmental Science and Pollution Research* »

(DOI: [10.1007/s11356-016-8273-x](https://doi.org/10.1007/s11356-016-8273-x))

Author names

Four Brian^{1,2,3}, Arce Evelyne¹, Danger Michaël^{3,4}, Gaillard Juliette¹, Thomas Marielle^{1,3}, Banas Damien^{1,3}

Affiliations

¹University of Lorraine, UR Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, EA 3998 Vandoeuvre-lès-Nancy, France; INRA, UR Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, USC INRA 340, 54500 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

²INRA, UAR 1275 DEPT EFPA Département Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques. Centre de recherche de Nancy, 54280 Champenoux, France

³LTER “Zone Atelier Moselle”, Laboratoire UR Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, 54500 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

⁴Université de Lorraine - Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux, UMR CNRS 7360 CNRS, LIEC, 57070 Metz, France

Keywords

fishpond; headwater stream; land use; litter breakdown; macroinvertebrate; hyphomycete; stream ecosystem functioning

1 Abstract

Extensive fish production systems in continental areas are often created by damming headwater streams. However, these lentic systems favour autochthonous organic matter production. As headwater stream functioning is essentially based on allochthonous organic matter (OM) supply, the presence of barrage fishponds on headwater streams might change the main food source for benthic communities. The goal of this study was thus to identify the effects of barrage fishponds on the functioning of headwater streams. To this end, we compared leaf litter breakdown (a key ecosystem function in headwater streams), their associated invertebrate communities and fungal biomass at sites upstream and downstream of five barrage fishponds in two dominant land use systems (three in forested catchments and two in agricultural catchments).

We observed significant structural and functional differences between headwater stream ecosystems in agricultural catchments and those in forested catchments. Leaf litter decay was more rapid in forest streams, with a moderate, but not significant, increase in breakdown rate downstream from the barrage fishponds. In agricultural catchments, the trend was opposite with a twofold lower leaf litter breakdown rate at downstream sites compared to upstream sites. Breakdown rates observed at all sites were closely correlated with fungal biomass and shredder biomass. No effect of barrage fishponds were observed in this study concerning invertebrate community structure or functional feeding groups especially in agricultural landscapes. In forest streams, we observed a decrease in Organic Pollution (OP) intolerant taxa at downstream sites that was correlated with an increase in OP tolerant taxa.

These results highlighted that the influence of barrage fishponds on headwater stream functioning is complex and land use dependent. It is therefore necessary to clearly understand the various mechanisms (competition for food resources, complementarities between autochthonous and allochthonous OM) that control ecosystem functioning in different contexts in order to optimize barrage fishpond management.

2 Introduction

Headwater streams, which may represent up to 80% of the total stream length (MacDonald and Coe, 2007), are essential for ensuring high water quality and good status of downstream ecosystems (Gomi *et al.*, 2002; Alexander *et al.*, 2007). The functioning of streams, especially headwater streams, is closely related to their associated catchments (Fisher and Likens, 1973; Wallace *et al.*, 1997). Human activities in the catchments can significantly alter headwater streams (*e.g.*, Bernot *et al.*, 2010). Intensive agriculture, in particular, has been identified as a major stressor for freshwater ecosystems (Vörösmarty *et al.*, 2010). As shown by several studies, conventional crop production markedly affects surface water with, for example,

increases in nutrient concentrations (Hughes *et al.*, 2008; White and Hammond, 2009), sediment discharges (Collins and Anthony, 2008) and pesticide concentrations (Kreuger 1998). Streams draining agricultural land are also often characterized by loss of hydromorphological features of natural streams (*e.g.*, meanders) and loss of habitat heterogeneity due to dredging and channelization (Negishi *et al.*, 2002; Pedersen, 2009). These physical and chemical alterations may be a cause of biodiversity loss in streams (Liess *et al.*, 2008; Rasmussen, 2012) and affect fundamental ecological processes such as leaf litter decomposition and gross primary production (Robinson and Gessner, 2000; Schäfer, 2007; Rasmussen *et al.*, 2012; Peters *et al.*, 2013).

Beyond these quite well-known effects of pollution, far less attention has been paid to other aspects of river integrity. Yet, due to their small sizes, numerous headwater streams suffer strong hydromorphological impacts effects (Elosegi and Sabater, 2013). Yet, hydromorphology, defined as the complex interaction between water flow and channel form, is an essential status component for streams (Poole, 2010). Hydromorphology can have considerable effects on water quality, community structure and stream ecosystem functioning (Elosegi *et al.*, 2010). Among the various catchment uses that could affect river continuum and significantly alter water flow, barrage fishponds (*i.e.*, drainable ponds used as extensive fish production systems), made by building a small dam on headwater streams, represent a common hydromorphological alteration. Fishponds account for a large proportion of all surface water bodies in France (1,200 km²), the Czech Republic (410 km²) and Germany (420 km²) (Le Quéré and Marcel, 1999; Pokorný and Hauser, 2002). In France, it is estimated that there are over 251,000 ponds (Bartout and Touchart, 2013), most of which are located on first order streams. Although the ecosystem services provided by fishpond systems are increasingly recognised (Bekefi and Varadi, 2007; Blayac *et al.*, 2014; Mathé and Rey-Valette, 2015), the presence of dams can strongly affect the biodiversity and functioning of streams (Bunn and Arthington, 2002; Elosegi and Sabater, 2013; González *et al.*, 2013). Due to increases in water retention time, sediment retention and particulate organic matter production, to changes in water chemistry, or to the partial or total reduction of the aquatic organism migration (Pringle, 1997; Kunz *et al.*, 2011; Gonzales *et al.*, 2013; Colas *et al.*, 2013), the effects of dams have most often been seen as negative for stream ecosystems. Yet, in the context of agricultural landscapes, some studies have shown that the presence of these fish production systems in streams can influence positively the flux of water, decreasing the suspended matter, and pesticide and nutrient contents of the downstream water (Banas, 2001; Banas *et al.*, 2002a; Gaillard, 2014; Gaillard *et al.*, 2015) except during the draining period when significant release of nutrients can be observed (Banas *et al.*, 2008). More recently, Gaillard *et al.* (2016) measured a significant reduction in pesticide peak concentrations downstream from barrage fishponds (from 49% to 99%, depending on the

molecule). From this, it could be said that barrage fishponds improve water quality for streams in agricultural catchment areas. As a consequence, it could be expected that the influence of fishponds on the functioning of headwater streams might be highly dependent on the catchment land use.

To investigate headwater stream status, water or various biological indices mainly based on the sensitivity of some aquatic taxa (fish, diatoms, macroinvertebrates and macrophytes) to multiple stressors (Birk *et al.*, 2012). However, these indices may be considered unsatisfying due to major inconsistencies with the Water Framework Directive (WFD, European Union, 2000; Roche *et al.*, 2005; Mondy *et al.*, 2012). Recently, ecologists have emphasized the need to use both the structural and functional components of ecosystem communities to assess the ecological status of streams and the effects of various environmental stressors (Graça, 2001; Clarke *et al.*, 2008; Maltby and Hills, 2008; Tachet *et al.*, 2010). In order to understand in greater depth the influence that these stressors have on stream ecosystem functioning, leaf litter decomposition has been proposed as an integrative indicator of headwater stream functioning and developed as such by several authors (Graça, 2001; Gessner and Chauvet, 2002; Graça *et al.*, 2007; Tank *et al.*, 2010; Graça *et al.*, 2015). This parameter is a key ecosystem level process that integrates the activity of both microbial decomposers (mostly aquatic hyphomycetes) and aquatic macroinvertebrates. It has been successfully applied to the ecological monitoring of streams (*e.g.*, Woodward *et al.*, 2012).

In order to investigate the influence of barrage fishponds on headwater streams along with the catchment land use, we selected five fishponds located on five headwater streams (two in agricultural landscapes and three in forested landscapes) and monitored (i) leaf litter processing (evaluated by the litter bag technique), (ii) fungal biomass, and (iii) structural and functional metrics of macroinvertebrate communities associated with litter bags. The barrage fishponds were distributed along a gradient of land uses in the various catchments from extensive forest management to intensive cereal production. Since land use is well known to highly influence water quality of streams, we hypothesized that barrage fishponds could have differential effects on the functioning of headwater streams depending on the catchment land use.

3 Materials and Methods

3.1 Study area

The study was conducted in the Lorraine Region (north-eastern France) located at the extreme east end of the Paris sedimentary drainage basin near the Vosges mountains (Figure 16). The

climate is semi-continental with an average annual air temperature of 10.7°C, an average minimum temperature of about 2.2°C in January and an average maximum temperature of 19.7°C in July (30-year average, Château-Salins, MétéoFrance, 2011). The average annual precipitation is about 800 mm and it is well distributed throughout the year. During the investigation period (21 January to 17 March 2014), the average air temperature was 5.1°C, which falls within the temperature range of relatively warm years. The cumulated daily precipitation during the whole investigation period was 92.2 mm, which falls within the precipitation range of relatively dry years.

This region, with a total surface area of 23,547 km², is characterized by a large cover of mixed deciduous forests (36%, where *Quercus*, *Carpinus* and *Fagus* are the dominant genera) and agricultural lands (27% arable lands and 20% pastures). Agricultural lands are often managed intensively using pesticides and chemical fertilizers (Joulin *et al.*, 2006). Moreover, the Lorraine Region, with a fish production of 1,100 tons (CRAL, 2005), ranks third in freshwater fish production in France thanks to a high density of fishponds covering an area of about 7,000 ha (Le Quéré and Marcel, 1999). Most of these fishponds were created along headwater stream continuum in the Middle-Ages and are commonly exploited extensively for fish production. Numerous fishponds are often exposed to pesticide stress as a result of agricultural land use (Lazartigues *et al.*, 2012, 2013a and 2013b).

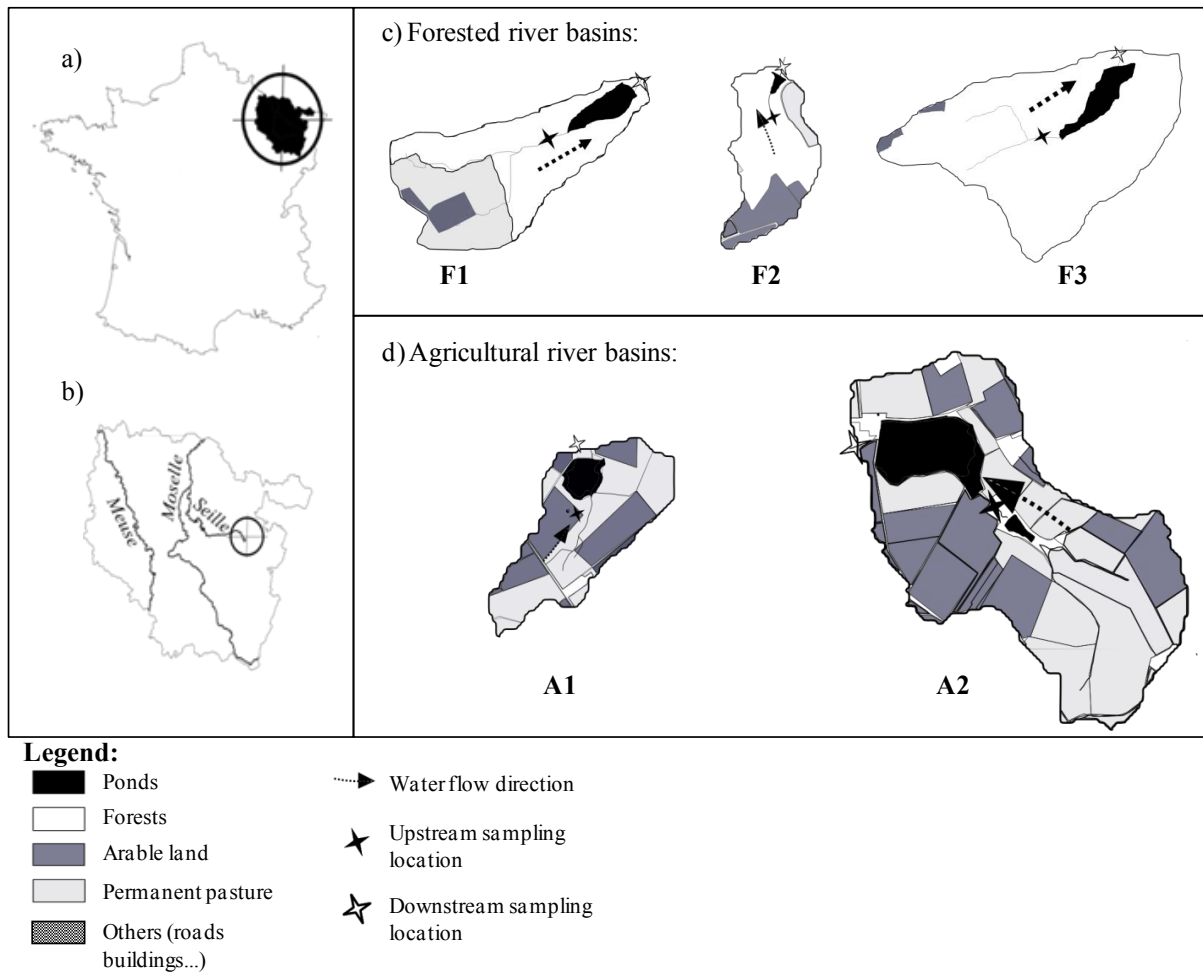


Figure 16. Location of the study area (a. France; b. Lorraine Region) and land use of the river basins with study site locations.

3.2 Study sites

To investigate the influence of fishponds on headwater stream functioning, we selected five barrage fishponds located on first order headwater streams (according to the classification of Strahler, 1957) in a limited geographical area (60 square kilometers) with homogenous geology (Triassic sedimentary deposits). We studied potential differences in leaf litter processing, fungal biomass, as well as structural and functional metrics of macroinvertebrate communities between sites located upstream (Up) and downstream (Down) from the fishponds. At each sampling point (*i.e.*, Up and Down of the five fishponds), a 30 m long reach was selected at approximately 50 m from the ponds to avoid the drawdown zone upstream as well as the direct effect of water fall from dams downstream.

Selection of the fishponds was based on the following criteria: (i) major water inflows brought by one main tributary to the pond, and (ii) similar land uses between upstream and downstream

sampling points in each catchment area. In order to carry this field study, we selected sites representative of the field context where ponds are either located on agricultural catchments (but always with few percent of other land cover) or in forest (but always with few percent of agricultural area). Classification of our sites into two land use categories was done with an accurate protocol, on the basis of three different criteria. To define a catchment in the category 'Forest', it is necessary to meet the three following criteria:

- (i) River basin must be dominated by native deciduous forest;
- (ii) Stream running through a significant distance of forest;
- (iii) Main land cover surrounding the sampling points must be also dominated by native tree species. In this case, organic matter (OM) available as food source for trophic webs are dominated by tree litters (*i.e.* leaves and branches, as observed for the three forested sites).

If these three criteria are met, the catchment was ranged in the category 'Forest'. If not, the catchment was considered in the category 'Agriculture'. By applying these criteria we categorized there, three fishponds into 'Forest sites' (noted F1, F2, and F3) and two into 'Agriculture sites' (noted A1 and A2). In the forest catchments, the dominant tree species were *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica* and *Quercus sp.* Among arable lands, the cultivated surface areas and the proportion of crop variety varied annually as follows. The farmers mainly grew rapeseed (*Brassica napus*), wheat (*Triticum aestivum*), and barley (*Hordeum vulgare*) in a 3-year cultural rotation as commonly practiced in the region (Xiao *et al.* 2014).

Fishpond areas were 4.4, 31.6, 4.9, 1.5 and 7.2 ha for A1, A2, F1, F2 and F3, respectively (Table 3). The volumes of these ponds were estimated at 44 000, 568 000, 49 000, 16 000 and 108 000 m³ (Banas, 2001; Gaillard, 2014; Lazartigues, 2010). The ratios between the pond and catchment surface areas, which can serve as a proxy for hydraulic retention time (HRT) were 1:20, 1:11, 1:20, 1:42 and 1:21 for A1, A2, F1, F2 and F3, respectively (Table 3). Highest HRT was expected for A2 and lowest HRT was expected for F2. In the Lorraine region (n=105 sites), the median pond to surface ratio is 1:31 which means the studied sites were typical of ponds in the region (unpublished data).

All the fishponds under investigation are extensively managed for polyculture, including species with different diets and behaviour (*Cyprinus carpio*, *Rutilus rutilus*, *Tinca tinca*, *Perca fluviatilis*, *Esox lucius* and/or *Sander lucioperca*). Management operations include a two years cycle production with three steps. The first corresponds to filling of the ponds due to water inputs from small streams, surface water runoff and precipitations. The following step corresponds to a pseudo-balance phase during which fish are stocked and grown in ponds. It must be emphasized that additional feeding and direct use of fertilizers or pharmaceutical compounds are not added in the five studied fishponds, as is usually the case. Finally the third step is drainage in late

autumn or early spring. All of the water is discharged downstream to allow fish harvest every one or two years.

The riparian vegetation, basin surface area and land use characteristics of the ten sampling points are given in Table 3.

CHAPITRE I : INFLUENCE DE L'OCCUPATION DU SOL

Table 3. *Fishpond, catchment and riparian characteristics of the ten sampling points under study in the Lorraine region.*

Parameter	F1		F2		F3		A1		A2	
	Up	Down	Up	Down	Up	Down	Up	Down	Up	Down
# Fishpond characteristics										
Pond area (ha)	-	4.9	-	1.6	-	7.2	-	4.4	-	31.6
Pond volumes (m ³)	-	49 000	-	16 000	-	108 000	-	44 000	-	568 000
Hydraulic Retention Time	-	1:20	-	1:42	-	1:21	-	1:20	-	1:11
# Catchment characteristics										
Catchment area (ha)	74.1	100.6	46.1	64.4	85.8	152.8	34.4	86.2	209.3	345.3
Forest (%)	58.6	64.6	61.0	62.8	98.2	94.3	-	-	0.6	1.6
Arable land (%)	4.2	3.1	39.0	25.4	1.8	1.0	49.9	39.3	44.7	38.6
Permanent pastures (%)	37.2	27.4	-	9.3	-	-	34.4	49.3	51.9	43.6
Others (e.g., roads, buildings+ pond) (%)	-	4.9	-	2.5	-	5.7	15.7	11.4	2.8	16.2
# Sampling point characteristics										
Land use near to the sampling point	Deciduous Forest	Deciduous forest	Deciduous forest	Deciduous forest	Deciduous forest	Deciduous forest	Agricultural land	Agricultural land	Agricultural land	Agricultural land
Tree cover	Heavy	Heavy	Heavy	Heavy	Heavy	Heavy	Isolated trees	Partial	Weak	Partial
Dominant genders in riparian vegetation	<i>Quercus, Fraxinus, Fagus</i>	<i>Alnus, Fraxinus, Carpinus</i>	<i>Alnus, Carpinus, Quercus</i>	<i>Alnus, Fraxinus, Carpinus</i>	<i>Alnus, Carpinus, Quercus</i>	<i>Corylus, Quercus, Fagus</i>	<i>Carex, Typha, Phragmites</i>	<i>Phragmites, Alnus, Urtica</i>	<i>Urtica, Prunus, Carex</i>	<i>Phragmites, Prunus, Urtica</i>

3.3 Water physical and chemical parameters

The experiment was carried out over eight weeks (21 January 2014 corresponding to day 0 to 17 March 2014 corresponding to day 55). Water quality was monitored at all sampling points (upstream and downstream from the five fishponds). Water temperature was measured throughout the entire experimental period with temperature loggers at a 15-minute time step (HOBO Pendant data logger UA-001-64). Turbidity, pH, dissolved oxygen, conductivity and oxidation-reduction potential were measured ($n = 6-8$) throughout the decomposition experiment (PONSEL ODEON X line tools). Water samples were collected at each litter sampling date (day 0, 14, 34 and 55). Samples were taken to the laboratory in a cool box for nitrate, nitrite, ammonium and soluble reactive phosphorus (SRP) analyses. Within 24 hours, water samples were filtered (Whatman GF/F) and nutrient measurements were conducted on the filtered water. Nitrate concentrations were determined using the hydrazine reduction method (NF ISO 15923-1, 2014), nitrite concentrations using the sulphanilamide method (NF ISO 15923-1, 2014), ammonium concentrations using the Indophenol blue spectrophotometric method (NF T 90-015-2, 2000) and SRP concentrations using the molybdate method (NF ISO 15923-1, 2014). All the water physical and chemical results are reported in Table 4.

Table 4. *Physical and chemical characteristics (mean(SD)) of the five study sites or the ten sampling points in the Lorraine region.*

Parameter	F1		F2		F3		A1		A2	
	Up	Down	Up	Down	Up	Down	Up	Down	Up	Down
Stream order [#]	Intermittent	Intermittent	Intermittent	Intermittent	Intermittent	1	1	1	1	1
Mean outflow rate (m ³ j ⁻¹) ^a	416 (340)		506 (386)		754 (415)		301 (292)		3057 (787)	
	430 (329)	402 (425)	333 (207)	679 (444)	512 (320)	997 (389)	291 (221)	310 (351)	3060 (874)	3054 (698)
Temperature (°C) ^b	5.1 (2.1)		5.2 (1.8)		5.4 (1.9)		5.1 (2.0)		5.5 (1.7)	
	4.5 (2.4)	5.5 (1.5)	4.8 (1.7)	6.0 (1.9)	4.8 (1.7)	5.6 (1.8)	5.2 (1.1)	4.9 (2.2)	5.4 (1.7)	5.6 (2.2)
Conductivity (µS.cm ⁻¹) ^c	212.0 (49.6)		545.2 (133.8)		166.8 (69.4)		824.9 (161.9)		938.9 (84.5)	
	245.5 (64.2)	178.5 (1.3)	609.9 (169.8)	480.6 (23.8)	104.7 (26.1)	228.9 (16.7)	899 (177.1)	750.8 (114.5)	1003.9 (74.7)	873.9 (4)
Turbidity (NTU) ^c	59.1 (27.1)		61.1 (51.9)		32.6 (15.8)		47.2 (35.4)		16.2 (9.9)	
	68.9 (36.8)	49.2 (10.3)	88.1 (63.1)	34.1 (9.3)	46.9 (5.2)	18.2 (3.1)	63.1 (42.4)	31.3 (18.8)	22.9 (9.7)	9.5 (4)
O ₂ (mg/L) ^c	11.3 (1.1)		10.7 (1.7)		10.3 (1.0)		11 (1.1)		11.8 (1.1)	
	11.3 (1.4)	11.4 (1.0)	9.8 (1.9)	11.7 (0.9)	10.1 (0.7)	10.5 (1.2)	10.6 (1.2)	11.4 (0.9)	11.1 (1.2)	12.5 (0.8)
pH ^c	7.6 (0.2)		7.6 (0.4)		6.4 (1.3)		7.8 (0.5)		8.1 (0.4)	
	7.6 (0.3)	7.7 (0.1)	7.5 (0.3)	7.8 (0.4)	6.7 (0.4)	6.1 (1.9)	7.7 (0.6)	7.8 (0.5)	7.8 (0.3)	8.3 (0.3)
Nitrate (mg L ⁻¹) ^d	1.8 (0.5)		5.9 (4.4)		0.8 (0.4)		19.6 (15.2)		12.8 (10.1)	
	1.93 (0.84)	1.73 (0.26)	10.57 (3.35)	2.43 (1.05)	0.58 (0.08)	0.83 (0.30)	33.94 (0.98)	4.79 (0.81)	21.73 (1.08)	3.02 (0.69)
Nitrite (mg L ⁻¹) ^d	0.01 (0.00)		0.01 (0.00)		0.01 (0.01)		0.04 (0.04)		0.02 (0.01)	
	0.01 (0.00)	0.01 (0.00)	0.01 (0.00)	0.01 (0.00)	0.01 (0.00)	0.01 (0.00)	0.05 (0.02)	0.02 (0.00)	0.02 (0.01)	0.01 (0.00)
Ammonia (mg L ⁻¹) ^d	0.09 (0.06)		0.02 (0.01)		0.04 (0.03)		0.33 (0.37)		0.05 (0.02)	
	0.11 (0.07)	0.11 (0.07)	0.03 (0.00)	0.02 (0.01)	0.07 (0.02)	0.02 (0.01)	0.71 (0.26)	0.02 (0.02)	0.05 (0.02)	0.06 (0.01)
SRP (mg L ⁻¹) ^d	0.04 (0.00)		0.03 (0.02)		0.04 (0.02)		0.04 (0.01)		0.03 (0.01)	
	0.04 (0.00)	0.03 (0.00)	0.05 (0.01)	0.03 (0.01)	0.05 (0.01)	0.04 (0.02)	0.06 (0.00)	0.03 (0.01)	0.04 (0.01)	0.03 (0.01)

[#] as defined by Strahler (1957)

^a n = 6 for F1 and F3, n=3 for each sampling point; 15 minutes recording for F2, A1, A2.

^b 15 minutes recording during all the studying period

^c n = 8 – 12 for each study site and 4 – 6 for each sampling point

^d n= 8 for each study sites and 4 at each sampling point

SRP: Soluble Reactive Phosphorus

3.4 Leaf decomposition

In autumn 2013, leaves were collected just after abscission from the same stand of Maple trees (*Acer pseudoplatanus*) in the Vosges Mountains using a net hung between the trees 1 m above the ground. Maple leaves were chosen because they are supposed to have a medium to fast litter breakdown rate (Petersen and Cummins, 1974; Lercerf, 2005), an important property for our study because study sites can be temporarily dry out. Thus the whole experiment must be conducted between the end of the autumn and before summer drying. Like in these small streams a large part of the shredder communities implicated in the litter decay have annual cycles with larvae aquatic stage during the winter and adult terrestrial stage during the summer, we have chosen to conduct the study at the end of their aquatic stage and just before emergencies (*i.e.*, from January to March 2014).

Leaf litter was air-dried in a room, and stored in the dark under dry conditions before being used. Leaf petioles were removed, and then leaves were weighed in batches of 3 ± 0.02 g, moistened with deionised water, placed in 40 fine and 120 coarse mesh bags (0.5 and 10 mm mesh size, respectively, following the method described by Gessner and Chauvet, 2002) and deployed at the ten sampling points on day 0. Coarse mesh bags allowed for shredder colonization whereas fine mesh bags excluded them and therefore only reflecting microbial activity (largely by microfungi) and leaching. Coarse mesh bags were used to determine the total leaf breakdown rate at each site and fine mesh bags were used to determine fungal biomass.

Four coarse mesh bags were collected at each sampling point after 14, 34 and 55 days of exposure and the fine mesh bags were collected after 34 days of exposure. All leaf bags were removed from the streams using 0.5 mm [mesh size] sieves to avoid invertebrate loss, stored individually in zip-lock bags and returned to the laboratory in a cool box for processing. In the laboratory, leaves were carefully washed on a 0.5 mm sieve to remove sediment and exogenous organic matter and to collect invertebrates. Then, samples from coarse mesh bags were oven-dried at 105°C for 48 hours and weighed to the nearest 0.01 g and ground. In order to minimize the bias from sediment contamination, results were expressed in Ash Free Dry Mass (AFDM). Leaf AFDM was determined on 500 mg sub-samples of ground leaves ashed in a muffle furnace (550°C for 4 hours). As described by Abelho (2001), leaching of soluble compounds can account for more than 40% of initial dry mass loss. In order to minimize the effect of this initial leaching, four unexposed samples were placed in drinking water for two days, weighed and ashed in a muffle furnace to determine initial leaf AFDM. The leaf mass remaining in the bags exposed in streams was expressed as a ratio between samples and initial leached litter expressed in AFDM.

3.5 Fungal biomass

The role of fungal biomass was demonstrated to highly influence the microbial conditioning of leaves, an important driver of leaf decay into the streams (Gessner and Chauvet, 1994). Fungal biomass was measured after 34 days of exposure (2nd sampling date) corresponding to the maximum values of fungal biomass expected for this type of leaves in low order streams (Gessner and Chauvet, 1994). A set of five 12 mm diameter discs were cut from five random leaves of each fine mesh bag cleaned sample, avoiding the central veins, and frozen at - 18°C until processing for ergosterol content as a measure of fungal biomass (Gessner and Chauvet, 1993).

Frozen discs were freeze-dried and weighed before estimation of ergosterol content. Ergosterol extraction and quantification were performed following a method based on solid-phase extraction (Waters, Oasis HLB, 60 mg, 3cc, Milford, MA, USA) and high performance liquid chromatography (Gessner and Chauvet, 1993). Fungal biomass in leaves was expressed as mycelium mass per gram of dry leaf litter.

3.6 Benthic invertebrates

Invertebrates from the 34-day exposure coarse mesh bags retained on 0.5 mm sieves (in the field and in the laboratory after leaf wash) were preserved in 70% ethanol until being identified, counted and measured (Tachet *et al.*, 2010). Identification and count were performed under a stereo-microscope (Nikon SMZ-800N) to genus or species when possible or to family, sub-family or tribe for some Diptera. Body length was measured to the nearest mm (from the first fifty individuals of each taxon per leaf bag). Biomass of taxa was evaluated by length-mass relationship (Benke *et al.*, 1999; Méthot *et al.*, 2012). A number of biotic metrics were calculated for each leaf bag (abundance, richness, Shannon's and Simpson's diversity [indices], Pielou's evenness [index] of benthic macroinvertebrates, richness and densities of Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (EPT) and Crustaceans. Organic pollution (OP) tolerance of taxa was also evaluated using saprobic value trait modalities from Tachet *et al.* (2010) and was expressed as the relative abundance of intolerant or tolerant taxa (*i.e.*, xeno-saprobic and oligo-saprobic taxa or alpha meso-saprobic and poly-saprobic taxa, respectively) in a leaf bag. Benthic macroinvertebrates were also assigned into functional feeding groups (FFGs: shredders, collector-gatherers, collector-filterers, scrapers, predators, parasite-piercers) according to their affinity score (*i.e.*, 0 - 5) fixed by feeding habits as described by Tachet *et al.* (2010). Since invertebrate biomass is known as one of the most important drivers of leaf litter breakdown in headwater streams, benthic macroinvertebrate communities assigned to each FFG (*e.g.*,

shredder) were expressed as relative biomass of FFG and as total biomass of FFG per gram of leaf litter AFDM remaining, in a leaf bag. It should be noted that benthic macroinvertebrate communities involved in the leaf decomposition process were only a part of the whole communities leaving in the river bed, and so, interpretations could just underlined differences of this part of the whole communities.

3.7 Data analysis

Leaf litter breakdown rates were determined by fitting mass-loss data into negative exponential decay models ($\%AFDM_t = e^{-kt}$, where $\%AFDM_t$ is the percentage of leaf litter AFDM remaining at time t (day) corrected by the initial AFDM (after leaching), and k (day^{-1}) is the breakdown rate constant) as described by Benfield (2006). The best-fit model was identified by comparing the Akaike information criteria (AIC) (Akaike, 1973) of five leaf litter breakdown models: (i) 1 parameter: common model with all the data; (ii) 2 parameters: location of the sites (upstream vs. downstream); (iii) 2 parameters: dominant land use in the catchment (agricultural vs. forested); (iv) 4 parameters: agriculture upstream, agriculture downstream, forest upstream and forest downstream; or (v) 10 parameters: the ten sampling points. According to this method, the best model is defined by the lowest AIC. Then, differences between fitted models were compared with nested model testing. Furthermore, in order to have an overview of the data distribution, the best regression model, the common model and coarse mesh bag leaf litter AFDM were plotted and analysed graphically. Comparison of the k values (corresponding to the various breakdown rates) among identified treatments of the best model was done using their 95% confidence intervals.

Fungal biomass and invertebrate metrics were compared by Kruskal-Wallis test or two-way ANOVA followed by Turkey's HSD tests (Zar, 1996) to identify structural differences of communities among site locations (upstream vs. downstream from fishponds) and dominant land use (DLU) in the catchments (forested vs. agricultural). Bray-Curtis dissimilarity matrix was computed (Bray and Curtis, 1957) on the log-transformed abundance taxa data and then tested by a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) (Mc Ardle and Anderson, 2001) using location, DLU and their interaction to evaluate differences in the composition of benthic macroinvertebrate communities. NMDS (non-metric multidimensional scaling) ordination was then used to ordinate Bray-Curtis dissimilarities between samples, and results were graphically represented. Ellipses of each significantly different group identified with the PERMANOVA were overlaid on the graph representing the 95% confidence interval standard error from the centroid of each group.

The relative FFG biomass (expressed as percentage of total macroinvertebrate biomass) was used to investigate the macroinvertebrate distribution among functional groups. Besides, the mean FFG biomass per gram of leaf litter (g^{-1} AFDM) was determined in an attempt to reflect the macroinvertebrate feeding activity potential from the communities.

Overall differences among groups (Location, DLU, Loc*DLU) were analysed with PERMANOVA (Bray-Curtis dissimilarity matrix on the log-transformed FFG data).

All data analyses were performed with R software (R development Core Team, 2008) using “vegan”, “ggplot2”, “nlstools” and “lattice” packages. The significance level for all statistical analyses was set at 0.05.

4 Results

4.1 Water physical and chemical parameters

The physical and chemical parameters (Table 4) showed that water was of very good quality according to the French reference document SEQ-Eau (MEDD and French water agency, 2003).

Mean daily temperature during the experimental period was $<8^{\circ}\text{C}$. Temporal trends in the temperature raw data were identified by applying a locally weighted scatterpoint smoothing (lowess) (Figure S1). Temperature slowly increased during the study period. There was no difference in temperature among sites but differences were observed between upstream and downstream locations. Significant differences among physico-chemical parameters between upstream and downstream location of each pond were detected by means of non-parametric paired Wilcoxon signed rank test. In the forested sites, temperature appeared to be significantly lower upstream compared to downstream. In the agricultural sites, temperature was higher upstream compared to downstream at the beginning of the experiment. This tendency was inversed in the middle of the experiment. There was also a difference in temperature variation between upstream and downstream locations. In the forested sites, temperature variations was higher upstream (coefficient of variation = 41.5%) than downstream (CV = 30.5%). In the agricultural streams, temperature variation was lower upstream (CV = 26.7%) compared to downstream (CV = 41.8%).

Dissolved oxygen concentrations were generally above 10 mg/L. No temporal trend was observed during the study period. There was no difference in dissolved oxygen among sites but differences were observed between upstream and downstream locations for A2 only. In this agricultural pond, lower dissolved oxygen concentration were measured upstream compared to downstream. pH varied between 6.1 and 8.3 among sites. Slightly lower pH were measured at

the forest sites compared to agricultural sites. Significantly lower pH were measured at the upstream location compared to the downstream location for F2 and A2. Turbidity measurements were in the range of 4 and 244 NTU. Turbidity was significantly higher upstream compared to downstream for A1, A2 and F2.

Conductivities were in the range of 83 and 1202 $\mu\text{S}/\text{cm}$ a subject to large temporal and spatial variation. Similarly, nitrate concentrations were in the range of 0.5 and 35.1 mg/L. Higher conductivities were associated with agricultural sites, presumably as a result of fertilizer application (beginning of March) or desorption from soil. In the agricultural sites, nitrate concentrations were significantly higher upstream compared to downstream.

4.2 Leaf litter breakdown

Comparison of the five AIC (corresponding to the five leaf litter breakdown models) highlighted two best-fit models (Table S1). These models considered either four parameters (model (iv): upstream forested sites: Up F, downstream forested sites: Down F, upstream agricultural sites: Up A and downstream agricultural sites: Down A) or ten parameters (model (v): 5 streams $\times$ 2 locations) (AIC = 192.78 and 192.77, respectively). The two models did not show any significant statistical differences (ANOVA, $p = 0.08$, Table S1). We therefore chose to retain the more parsimonious one, *i.e.*, the model requiring the smallest number of parameters (four parameters, namely Up F, Down F, Up A and Down A).

The values of remaining leaf litter were well distributed around the common model values (model (i)) for both upstream sites, while they were always above the mean model values for downstream agricultural sites and below the mean model values at the last date for downstream forested sites (Figure 17). The four leaf litter breakdown rates (day^{-1}) obtained were 0.027 (Up F), 0.021 (Up A), 0.032 (Down F) and 0.011 (Down A) (Figure 18). The breakdown rate 95 % interval confidences analyse revealed significant differences between downstream forested sites and agricultural sites (greater decomposition at forested sites). Significant differences between downstream agricultural sites and all other sites were measured (with two to three times lower breakdown rates for downstream agricultural sites).

Decomposition rates were also expressed in terms of $(\text{degree.day})^{-1}$ in place of day^{-1} so as to correct differences among sites. The four leaf litter breakdown rates $(\text{degree.day})^{-1}$ obtained were 0.006 (Up F), 0.004 (Up A), 0.007 (Down F) and 0.002 (Down A). The breakdown rate 95 % interval confidences analyse revealed significant differences between forested and agricultural sites (greater decomposition at forested sites) as well as between downstream and upstream agricultural sites.

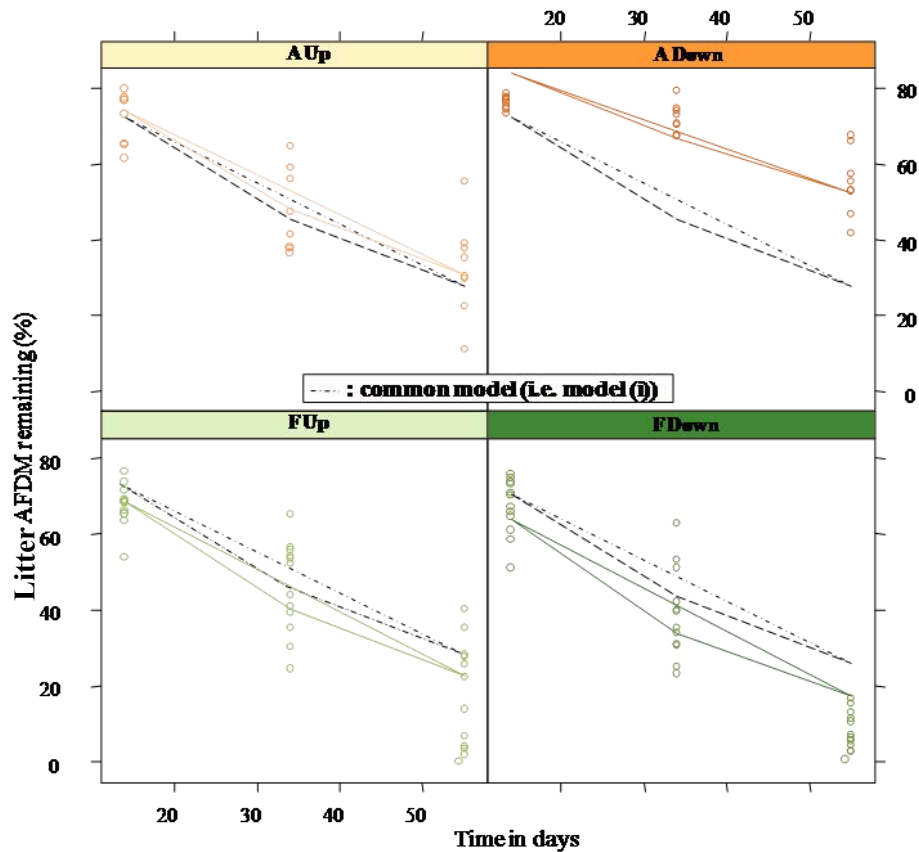


Figure 17. Leaf litter ash free dry mass (AFDM) remaining of alder leaves in litter bags after 14, 34 and 55 days of exposure at the 10 sampling points. Results are presented considering upstream agricultural sites (A Up), downstream agricultural sites (A Down), upstream forested sites (F Up) and downstream forest sites (F Down). Open circles are leaf litter AFDM remaining values for each studied group (A Up, A Down, F Up and F Down). Solid lines represent the regression lines computed for each group and dashed lines represent the regression lines computed with all the data.

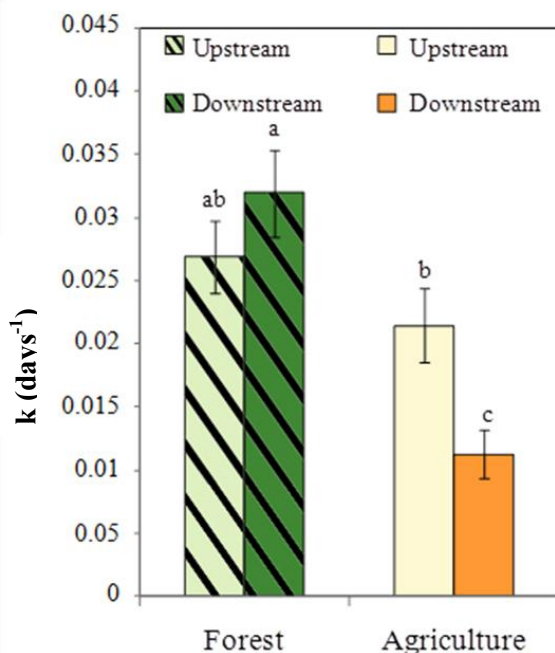


Figure 18. Effect of fishponds on the stream daily rates of total leaf litter decomposition (k) considering the dominant land use in the catchment. Data represent the 4 parameters of the best-fit model that is upstream in forested sites, downstream in forested sites, upstream in agricultural sites and downstream in agricultural sites (studied groups). Vertical bars indicate the 95% confidence interval of the group mean values and the various letters indicate significantly different groups (based on 95% CI).

4.3 Fungal biomass

Fungal biomass results are shown in Figure 19. After 34 days of exposure in the streams, fungal biomass on maple leaves varied between 15.4 (Down A) and 79.3 (Down F) mg of mycelium g⁻¹ of leaf dry mass among the studied groups. Fungal biomass was markedly affected by location (upstream vs. downstream) and dominant land use in the catchments (agricultural vs. forested) (two-way ANOVA, $p = 0.03$, $p < 0.001$ and interaction $p < 0.001$, respectively). Fungal biomass was similar at upstream forested and agricultural sites. Much lower values of fungal biomass were observed only at downstream agricultural sites. No significant difference was measured in forested sites between upstream (Up F) and downstream (Down F) locations (Figure 19).

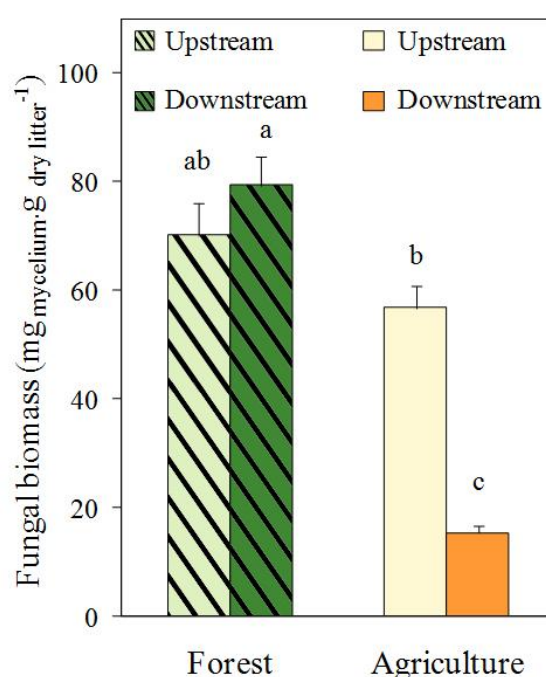


Figure 19. Effect of fishponds on the stream fungal biomass after 34 days of exposure in streams considering the dominant land use in the catchment. Vertical bars indicate + SE of the mean values and the various letters indicate significantly different groups ($p < 0.05$) according to Tukey's post hoc test.

4.4 Macroinvertebrate communities

A total of 6,792 benthic macroinvertebrates were sampled in coarse mesh bags after 34 days of experiment, resulting in 44 taxa distributed in 32 families. The structure of the communities was not significantly different among the four studied groups (Up F, Up A, Down F, Down A) for individual abundances, taxon richness, Shannon and Simpson diversities and Pielou evenness ($p = 0.13$, $p = 0.86$, $p = 0.46$, $p = 0.47$, $p = 0.39$, respectively) (Table 5). Significant differences in relative EPT abundances were found between both dominant land uses in the catchments (forest

vs. agriculture) with around 30-fold more EPT in the forest communities than in the agricultural communities ($p < 0.001$), but no significant difference was observed between upstream and downstream locations. Significant differences in EPT richness were found between three groups (Up F, Down F, Up/Down A) with greater values at the upstream forested sites ($p < 0.001$) (Table 5). By contrast, significant differences in crustacean abundances were found between the studied groups with 15-fold lower relative abundances at the upstream forested sites than at the upstream agricultural sites ($p < 0.001$) but no differences were observed for the downstream sites (intermediate values). Furthermore, significant differences in the percentages of intolerant taxa (xeno- and oligo-saprobic taxa) and tolerant taxa (alpha meso- and poly-saprobic taxa) with regard to organic matter pollution only discriminated the upstream forested sites characterized by the highest relative abundance of intolerant taxa and the lowest relative abundance of tolerant taxa ($p < 0.001$, $p = 0.003$).

Table 5. Effect of fishponds on streams for selected benthic invertebrate metrics and considering the dominant land use in the catchment. Results indicate the mean value of each group and the various letters indicate significantly different groups (** $0.01 > p > 0.001$; *** $p < 0.001$; Kruskal test or two-way ANOVA followed by Tukey's post hoc test).

	Forest		Agriculture	
	Up	Down	Up	Down
Individuals abundance	260.5	311.7	186.1	210.1
Taxa richness	8.8	9.7	8.7	8.6
%EPT(abundance)***	72.9 ^a	57.6 ^a	2.2 ^b	1.8 ^b
%EPT (richness)***	36.6 ^a	22.1 ^{a.b}	16.6 ^b	9.1 ^b
% Crustaceans (abundance)***	4.1 ^a	18.9 ^{a.b}	62.2 ^c	26.4 ^{b.c}
Shannon's diversity. H'	1.65	1.58	1.66	1.35
Simpson's diversity (1-D)	0.56	0.48	0.54	0.45
Pielou's equitability. J'	0.54	0.47	0.54	0.44
% of intolerant taxa***	49.0 ^a	37.8 ^b	35.4 ^b	34.8 ^b
% of tolerant taxa**	18.9 ^a	28.2 ^b	29.8 ^b	31.5 ^b

EPT = Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera.

% Intolerant taxa = Community score of xeno + oligo saprobic taxa according to Tachet et al. 2010 saprobic value classification.

% Tolerant taxa = Community score of α -meso + poly saprobic taxa according to Tachet et al. 2010 saprobic value classification.

Results of the PERMANOVA on pairwise Bray-Curtis dissimilarity matrices of benthic macroinvertebrate abundances (named taxa composition) showed significant effects of land use ($p = 0.001$), location ($p = 0.001$) and their interaction ($p = 0.002$) (Table 6). The ordination of the

studied groups' communities by NMDS showed four different community compositions from the overlap of confidence interval ellipses (Figure 20).

Table 6. Results of the PERMANOVA analysis on taxa composition, as well as composition of the functional feeding groups (FFG) in relative biomass and in total biomass per dominant land use (forest vs. agriculture), location (upstream vs. downstream from the fishponds) and their interactions. Results are based on 999 permutations. (NS: non significant; ** $0.01 > p > 0.001$; *** $p < 0.001$);).

Community parameter	Source of variation	df	Sum of Squares	Mean squares	Pseudo F	p-value	Signif
Taxa composition	Location	1	0.7636	0.76357	7.3368	0.001	***
	Land use	1	1.7625	1.76247	16.9349	0.001	***
	Land use: Location	1	0.5088	0.50878	4.8887	0.002	**
	Residuals	36	3.7467	0.10407	0.55248		
	Total	39	6.7815	1.00000			
FFG in relative biomass	Location	1	0.03222	0.032222	1.2875	0.270	NS
	Land use	1	0.13376	0.133757	5.3444	0.004	**
	Land use: Location	1	0.02720	0.027196	1.0866	0.324	NS
	Residuals	36	0.90099	0.025027	0.82345		
	Total	39	1.09416	1.00000			
FFG in total biomass	Location	1	0.00871	0.00871	0.3654	0.753	NS
	Land use	1	0.66539	0.66539	27.9285	0.001	***
	Land use: Location	1	0.02827	0.02827	1.1866	0.282	NS
	Residuals	36	0.85769	0.02382	0.54978		
	Total	39	1.56005	1.00000			

The main feeding habits (FFG) of the benthic macroinvertebrate communities were not significantly different between the upstream and downstream sites (from barrage fishponds) as underlined by the results of PERMANOVA analyses on the composition and total biomass of functional feeding groups (Table 6). Moreover, these results highlighted functional differences according to the dominant land uses in the catchments. Our findings showed that shredders dominated the functional composition of all the communities with at least 50% of the biomass represented by shredder taxa (Figure 21A). Furthermore, gatherers, filterers and parasites always represented less than 8% of the biomass of the different communities whatever the studied group (Figure 21A). The percentage of shredder biomass decreased from forested sites (66%-65%) to agricultural sites (58%-50%) and scraper biomass displayed the inverse trend with values ranging from 11%-13% in forested sites to 22%-18% in agricultural sites. The relative biomass of predators varied between 8% and 14% among the groups (Up F, Up A, Down F, Down A). Concerning the total biomass of communities spread in the FFGs, the results highlighted higher biomass for forested sites (Figure 21B). This greater biomass in forested sites was well divided among the FFG with a (quasi) systematic higher biomass obtained in forested sites. The greatest difference was observed in the total biomass of shredders. The latter was

almost 10-fold higher for forested sites than it was for agricultural sites. Similarly, the biomass of shredders showed an average value twofold higher for downstream than for upstream forested sites (Figure 21B). Nevertheless, at downstream site F3, the shredder biomass was almost eight times lower than at both other downstream sites (F1 and F2) and subsequently associated with EPT density decrease (data not shown).

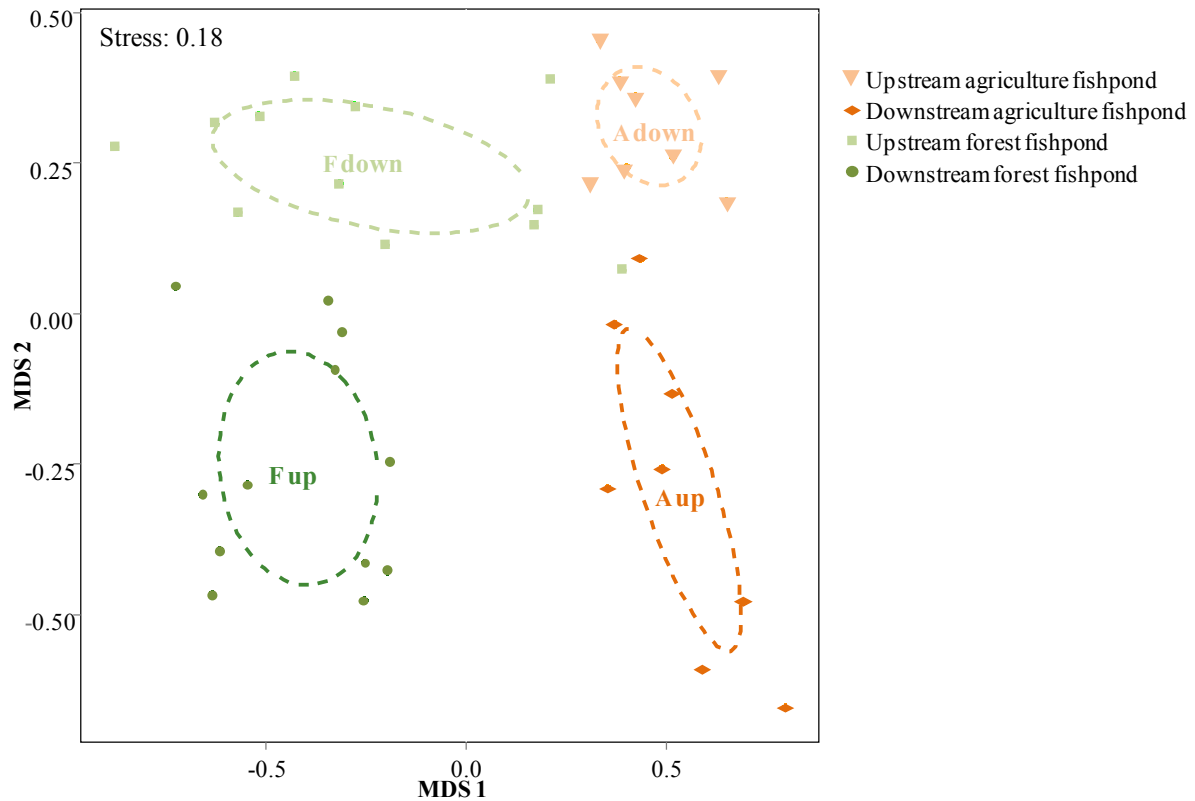


Figure 20. NMDS ordination of the studied groups showing the 95% confidence interval ellipse for each studied group based on differences in benthic macroinvertebrate assemblage composition (Bray-Curtis similarity).

5 Discussion

In order to evaluate the effects of barrage fishponds on headwater streams, we will first discuss the need to take into account the land uses within the studied catchments. On these grounds, we will then discuss the results we obtained for invertebrate communities, fungal biomass and leaf litter decomposition for a better understanding of fishpond effects on headwater stream functioning.

5.1 Effect of land use on headwater stream functioning

Looking only at the upstream sampling points of the five studied sites, we did not record any differences in benthic macroinvertebrate abundance, taxon richness, diversity or evenness between agricultural and forested sites. Similarly, shredders were dominant for both land uses suggesting that shredding activity is an important ecosystem process in running waters, especially in headwater streams where allochthonous leaf litter is abundant. However, we recorded significant differences in benthic macroinvertebrate community compositions depending on the catchment land use (forest vs. agriculture). We noted only 45% of common species, as well as 30-fold more EPT, 15-fold less crustaceans and almost 14% more taxa intolerant to organic pollution at upstream sites located in forested catchments compared to agricultural catchments. The quasi-systematic disappearance of the most sensitive taxa in agricultural catchments (*Capnia sp.*, *Nemoura sp.*, *Habrophlebia sp.*, *Oligostomosis reticulata*) indicated that land use considerably influences the stream community. Several studies have already shown the effects of agriculture on terrestrial (Frampton and Dorne, 2007; Mazzia *et al.*, 2015) and aquatic (Schäfer *et al.*, 2007; Castela *et al.*, 2008) macroinvertebrate communities. These communities are often affected by pesticide inputs especially for the most sensitive taxa (*e.g.*, Liess and Van derOhe, 2005; Schäfer *et al.*, 2007; Ippolito *et al.*, 2012). During our study, Gaillard *et al.* (2016) followed pesticides in three out of our five studied sites (*i.e.*, F2, A1 and A2). They measured very low concentrations of pesticides upstream from F2 (a forested site, with maximum concentrations of tritosulfuron: $0.1 \mu\text{g.L}^{-1}$). Forested sites F1 and F3 were not investigated in this study for pesticides. However, since F2 was by far the most exposed forested site to agricultural inputs (among the ponds under forest cover, F2 had the catchment with the highest arable land percentage and high nitrate concentrations confirmed agricultural inputs; Table 3 and 4), we could expect that pesticide levels in F1 and F3 would be lower than in F2. On the other hand, agricultural sites were characterized by high pesticide concentrations (with maximum MCPA concentrations of $26.5 \mu\text{g.L}^{-1}$ measured upstream from A1 and $8.26 \mu\text{g.L}^{-1}$ measured upstream from A2). As such we cannot exclude that pesticides associated with conventional crop production could have an effect on the macroinvertebrate communities.

Beyond EPT, the absence of relationship between macroinvertebrate taxon richness, diversity, evenness and land use was in agreement with other studies whose authors did not establish any correlation between pesticides (associated with agricultural land use) and those metrics (Brock and Budde, 1994; Maltby *et al.*, 2008). In addition, Morrissey *et al.* (2015) showed that crustacean taxa are often less sensitive than EPT taxa to acute or chronic insecticide exposition, which could corroborate our results concerning the high crustacean abundance in streams from agricultural catchments. Thus, the aquatic macroinvertebrates of agricultural sites are probably

less sensitive taxa to diverse agricultural perturbations, as also suggested by the results of relative abundance of intolerant organisms.

In the literature, community modifications related to anthropogenic environmental perturbations, which are themselves linked to conventional agricultural practices, were also often associated with changes in their functional feeding habits (Schäfer *et al.*, 2007; Rasmussen *et al.*, 2012; Flores *et al.*, 2014). Rasmussen *et al.* (2012) reported a decrease in leaf litter breakdown with increasing pesticide inputs. However, in our study, the results were not as straight forward. Indeed, the leaf litter breakdown rate did not vary significantly between forested and agricultural upstream sites when it was expressed in day⁻¹ and was only lower when corrected in (degree.day)⁻¹. Moreover, the higher temperatures observed in agricultural sites could have been due to riparian management (*i.e.*, streams with little riparian shading in agricultural sites). Besides, shredder biomass showed significant differences between forested and agricultural sites suggesting potential feeding habit differences. We observed lower shredder biomass in the agricultural catchments, but most of it came from Gammaridae (*Gammarus pulex* and *Gammarus roeseli*) compared to the forested sites where EPT dominated. Several studies showed that high leaf litter breakdown rates can be correlated with shredder communities dominated by Gammaridae (Dangles and Malmqvist, 2004; Piscart *et al.*, 2009). As already outlined, Gammaridae appeared to be better shredders than some EPT taxa. Such information is noteworthy given the fact that leaf litter fungal conditioning was similar for the various upstream sites whatever the land use. Despite the known effects of agriculture on microbial activity measured in several studies (Robinson and Gessner, 2000; Bundschuh *et al.*, 2011; Schäfer *et al.*, 2011; Rasmussen *et al.*, 2012), our results did not indicate any direct effects of agriculture on fungal biomass. However, nutrient losses in freshwater associated with soil fertilization by farmers were investigated in several laboratory and field studies showing that moderate increase in nutrients favoured microbial biomass and activity (Suberkropp, 1998; Robinson and Gessner, 2000; Danger *et al.*, 2013; Ferreira *et al.*, 2015). This is consistent with the nitrate concentrations measured at our sampling points which were correlated with land uses, with twofold to 16-fold higher values at upstream agricultural sites (Figure 16 and Table 4).

5.2 Effect of barrage fishponds on the ecosystem functioning of headwater streams

Numerous studies have investigated the effects that dam-induced water flow changes have on the fish and macroinvertebrate communities of downstream ecosystems (Casas *et al.*, 2000;

Bunn and Arthington, 2002; Bredenhand and Samways, 2009; Martinez *et al.*, 2013). Nevertheless, only few of them conjointly considered community modifications and leaf litter breakdown, a fundamental ecosystem function of headwater streams (Casas *et al.*, 2000; Martinez *et al.*, 2013). In any case, to our knowledge, no research had been conducted yet on leaf litter breakdown and their associated communities when extensive fish production in pond dams was coupled with land uses in the river basins. Land uses can affect habitat quality, which is an important parameter for communities and their functional activities in streams. On these grounds, we hypothesized that barrage fishponds could have differential effects on the functioning of headwater streams depending on the catchment land use.

For example, as in forested catchments, ponds induce large aperture in the canopy and consequently change the access to solar energy, in this study, we observed an increase in downstream temperatures only in the forested catchments. This observation is consistent with another study whose authors showed an increase in water temperatures (1°C, on average) between upstream and downstream sites (Touchart and Bartout, 2011). Concerning water quality (monitored during the step of growing fish, see 2.2), our results indicated a decrease in nutrients and turbidity (used as an indicator of suspended matter concentration) from upstream to downstream sites (Table 4). The differences were even more significant when concentrations were at their highest at upstream sites (*e.g.*, in agricultural catchments and F2). This is in agreement with observations made by several authors who reported suspended matter and nutrient retention in ponds (Banas, 2001; Passy *et al.*, 2012). For example, Passy *et al.* (2012) measured 27% to 56% nitrogen retention in ponds depending on the studied year. Gaillard *et al.* (2016) observed the same trend for pesticide concentrations suggesting that fishponds can improve downstream water quality, an important parameter for macroinvertebrate and fungal communities.

The results of our investigation into the structure and composition of the benthic macroinvertebrate communities showed that upstream/downstream differences were more pronounced for fishponds in forested catchments than for those in agricultural catchments. For example, EPT richness and abundance exhibited greater decreases at forested sites (between Up F and Down F) than at agricultural sites (differences of 15.3% and 14.5%, respectively, for forested sites vs. 0.4% and 7.5% for agricultural sites; Table 5). The results on the organic tolerance status of our communities showed the same trend. The percentages of tolerant and intolerant individuals observed at downstream forested sites were close to those recorded at upstream and downstream agricultural sites. These results were in accordance with a decrease in or disappearance of the most sensitive taxa (*Capnia sp.*, *Habrophlebia sp.* and *Oligostomis reticulata*) between upstream and downstream forested sites, whereas they were already absent in agricultural sites. Indeed, we observed more common species at the downstream sites (*i.e.*, at

both agricultural and forested downstream sites) than at the upstream sites (57.5% and 31%, respectively). A hypothesis is that alteration to the flow regimes of waters downstream from the fishponds could favour the homogenization of the benthic habitat, which in turn could have an effect on the whole benthic macroinvertebrate community structure and composition (Tachet *et al.*, 2010). However, no substratum homogenization was visually observed at our downstream sites as compared with upstream sites (*personal observation*). This phenomenon might be related to substratum composition because fishponds in the Lorraine Region are already located on homogenous and impermeable clay substratum (CRAL, 1988). By contrast, the higher macroinvertebrate community similarity and the higher densities of organic intolerant taxa observed for upstream and downstream agricultural sites are consistent with the results of other authors who reported non-cumulative effects of multiple stressors on co-tolerant species (Kneitel and Chase, 2004; Vinebrooke *et al.*, 2004; Christensen *et al.*, 2006). As an example, Kneitel and Chase (2004) suggested that ecological trade-offs can have synergetic interactions on the taxa since the exposure to one stressor can select for species or individuals tolerant to that stressor (*e.g.*, in this study, pesticides or nutrients in agricultural catchments) but potentially to an additional stressor (*e.g.*, in this study, fishpond effects due to increasing temperatures or autochthonous organic matter in the downstream rivers). Furthermore, as evidenced by Gaillard *et al.* (2016), fishponds can have positive effects on pesticide concentrations in streams. Indeed, fishponds cause disruptions of stream continuum (*i.e.*, of FPOM/CPOM ratio, temperature and ecological continuity), which could have antagonist effects on the stream water quality that could diminish their impact on macroinvertebrate communities especially when the stream ecosystems are already disrupted by toxicants and nutrient runoff.

Ward and Stanford (1984) showed that headwater dams can increase FPOM/CPOM ratio due to preferential sedimentation of the largest and heaviest particulates in lentic systems. Indeed, while determining the FFGs of these communities, we expected a shift in the main feeding habits of the downstream communities with more collector feeders and fewer shredders. Surprisingly, according to the PERMANOVA results, we did not measure any significant differences in the functional feeding composition and biomass of the communities between upstream and downstream sites. Shredders dominated the benthic macroinvertebrate communities regardless of the group studied (Up A, Up F, Down A or Down F). This finding suggests that coarse particulate organic matter remains the main food source from all our headwater stream ecosystems (despite land use modification and fishpond addition) and that community modifications have no direct effects on FFGs.

From our results on the influence of fishponds on the main feeding habits of macroinvertebrate communities estimated by calculating the percentage of each FFG in biomass (figure 21B), little effect was expected on the leaf litter breakdown rates downstream from the fishponds.

However, we measured that leaf litter breakdown remained stable at downstream forested sites (in day^{-1} or in $(\text{degree.day})^{-1}$), but dropped at downstream agricultural sites (in day^{-1} or in $(\text{degree.day})^{-1}$) despite stability of the shredder biomass. Applying fungal biomass as an indicator of leaf litter microbial conditioning (Gessner and Chauvet, 1997), our results have evidenced significant differences for downstream agricultural sites with three to four times less fungal biomass than in all other studied groups. Numerous studies reported close correlation between leaf conditioning by hyphomycetes and an increase in palatability or nutritional value of leaf litter (Gessner and Chauvet, 1997, 2002; Gulis and Suberkropp, 2003). Furthermore, authors have shown that shredders preferentially choose and feed on conditioned leaf litter with high palatability and high nutritional value (Graça, 2001; Chung and Suberkropp, 2009; Nelson, 2011; Graça *et al.*, 2015). Thus, even if we have no significant difference in the biomass (relative and total) of shredders between upstream and downstream sites for both catchment types, the difference in shredding activity could be explained by lower palatability of leaf litter at downstream agricultural sites.

The decrease in fungal biomass observed at downstream agricultural sites suggests that fishponds affect relatively more the fungal community growth in agricultural sites than in forested sites. As highlighted in the first part of this discussion, we hypothesized that fungal community growth was sustained by high nutrient content in upstream agricultural sites. However, at downstream agricultural sites, values were six fold to eight fold lower (for nitrates) than at upstream sites. These results could provide some explanation for such low fungal biomass at downstream agricultural sites. Moreover, based on the passive and short-distance dispersal of hyphomycetes (Thomas *et al.*, 1991; Bärlocher, 2009) and the low availability of growing substrate (leaf litter) especially in fishponds from agricultural sites (lack of riparian trees when compared to forested sites; Figure 16), we therefore suggest that fishponds in agricultural landscapes could cause larger gaps for hyphomycete ecological continuity than in forested landscapes.

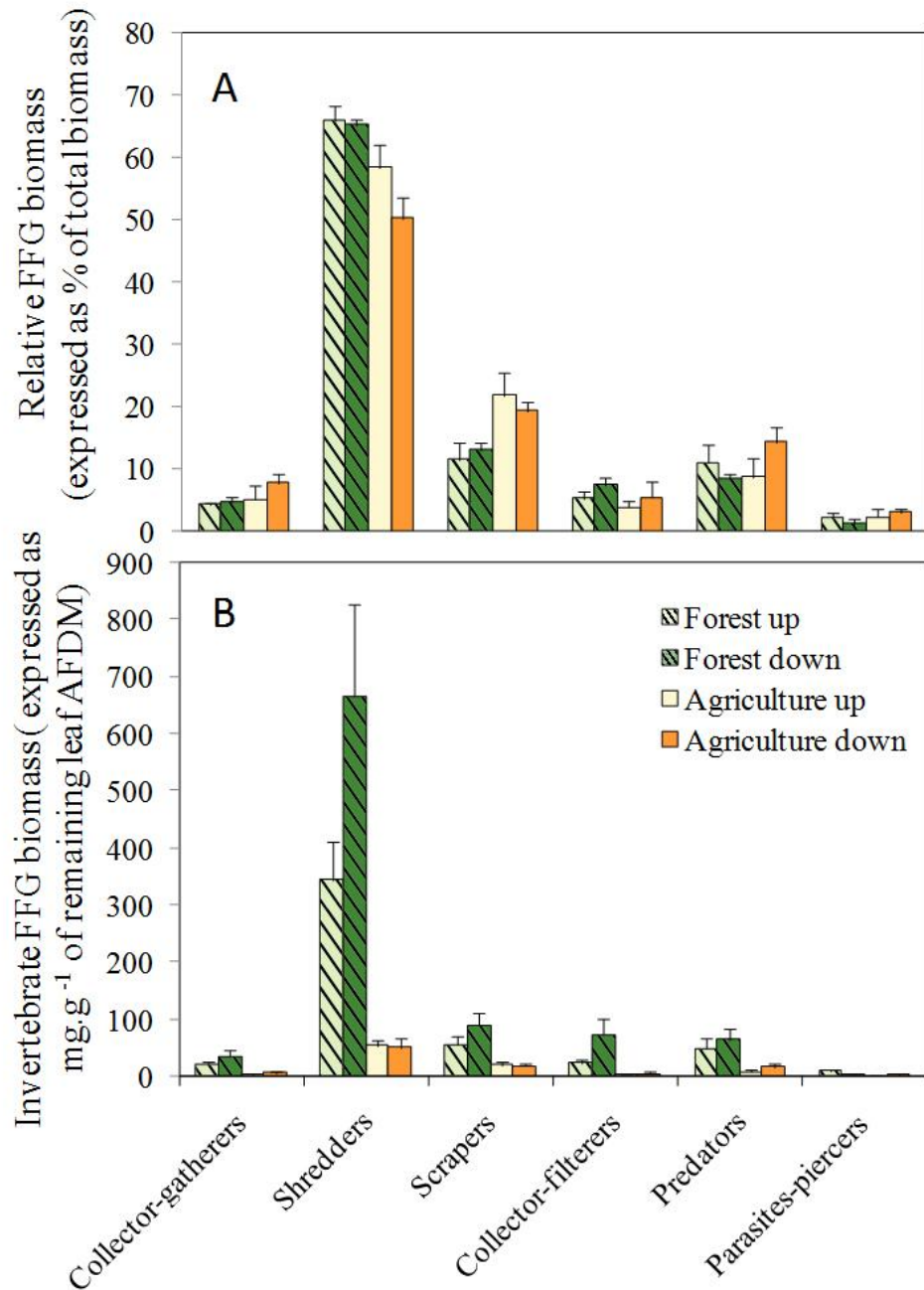


Figure 21. Representation of mean A) relative biomass (+ 1 SE) and B) total biomass (+ 1 SE) of macroinvertebrate FFGs considering location from fishponds and dominant land use (studied groups).

6 Conclusion

The barrage fishponds under investigation showed that they affect ecosystem functioning in headwater streams, but the effects depend on the dominant land use in the catchment. In forested landscapes, we observed that fishponds have significant effects on the structure and composition of benthic macroinvertebrates and moderate effects on ecosystem functioning. In agricultural landscapes, we found that the structure and composition of benthic macroinvertebrates are less affected but, on the other hand, that the ecosystem functioning is strongly affected by fishponds. Most studies dealing with the influence of water flow and quality alteration associated with dams or barrage fishponds are based essentially on physical and chemical water parameters or on community structure (mostly macroinvertebrates and fish). Our study indicate that those parameters are not sufficient to estimate freshwater status especially when it concerns the effects of complex stressors such as dams or fishpond dams in this study.

7 Acknowledgments

The authors are grateful to the "Agence de l'Eau Rhin-Meuse" and the "Zone Atelier Moselle" for their financial support to this project. We sincerely thank P. Hartmeyer, A. Iuretig and A. Rivière for their work; fish farmers, the Domaine de Lindre and the National Forests Office that provided access permits for sampling.

**CHAPITRE II : EFFET DE
L'ÉTANG SUR LES
PROCESSUS DE
DÉCOMPOSITION DES
LITIÈRES AU NIVEAU DES
COURS D'EAU
TEMPORAIRES**

ARTICLE 2:

**Fishpond dam affect leaf litter processing and associated
detritivore communities along the longitudinal gradient of
temporary, forested headwater streams.**

« En révision dans *Freshwater Biology* »

Author names

Four Brian^{1,2,3}, Thomas Marielle^{1,3}, Arce Evelyne¹, Cébron Aurélie⁴, Danger Michaël^{3,5}, Banas Damien^{1,3}

Affiliations

¹University of Lorraine, UR Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, EA 3998, USC 340 INRA, 54500 Vandœuvre-lès-Nancy, France

²INRA, UAR 1275 DEPT EFPA Département Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques. Centre de recherche de Nancy, 54280 Champenoux, France

³LTER 'Zone Atelier Moselle' 54500 Vandœuvre-lès-Nancy, France

⁴Université de Lorraine - Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux, UMR7360 CNRS, Vandœuvre-lès-Nancy, 54506, France

⁵Université de Lorraine - Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux, UMR7360 CNRS, 57070 Metz, France

Keywords

barrage fishpond, intermittent river, litter breakdown, ecological processes, shredders

1 Abstract

1. Temporary streams are widespread freshwater ecosystems across the Earth. Yet these streams are still under-studied compared to permanent streams and especially when considering alterations by dams.
2. Leaf litter breakdown (LLB) and associated communities (microbes and shredders) were studied to investigate the potential ecological continuum rupture caused by fishpond dams along longitudinal gradients of temporary streams. Six first order temporary headwater streams were selected. Three of them were used as 'reference' streams (without any fishponds disrupting the continuum) and the other three with fishpond dams were considered as impacted streams.
3. The six streams under investigation, regardless of the presence of a fishpond dam, exhibited significant longitudinal (*i.e.* upstream to downstream) increases in LLB (between 1.5- and 8.4-fold along a less than 1.5 km gradient). This first result underlines the great variability of headwater stream functioning even at small scale. This upstream to downstream gradient should be taken into account before investigating the effect of any perturbation using LLB as a functional indicator.
4. Fishponds tended to increase LLB downstream the dams, but also altered the downstream microbial communities (with an increase of fungal densities) and shredder assemblages (with an increase of Gammaridae).
5. The fishpond effect on temporary stream functioning appeared to be significant and amplified when concomitant with changes in hydrology (*i.e.* when fishponds led streams to exhibit permanent flows downstream the dams). Our findings suggest that better management of fishpond dams limiting hydrological modifications (*e.g.* leaks from the dam) could reduce their impact on temporary stream functioning.

2 Introduction

Temporary headwater streams represent a significant proportion of stream networks and play a crucial role in maintaining ecosystem health for downstream reaches (Acuña *et al.*, 2014; Meyer *et al.*, 2007; Rasmussen *et al.*, 2013). In forested systems, their functioning is closely linked to allochthonous organic matter inputs, including leaf litter and wood (*i.e.* Coarse Particulate Organic Matter; CPOM), coming from the catchment and processed by rich and diverse biological communities (*i.e.* both microorganisms (fungi primarily and bacteria) and detritivore invertebrates) during their upstream to downstream transfer (Vannote *et al.*, 1980; Graça and Canhoto, 2006; Graça *et al.*, 2015). Microorganisms are essential for leaf litter conditioning that

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

facilitates the assimilation of allochthonous organic matter by detritivore invertebrates but also for nutrient recycling in streams (Gessner *et al.*, 1999; Hieber and Gessner, 2002; Pascoal and Cássio, 2004). Detritivore invertebrates produce a large quantity of faecal pellets and fragment leaves (small particles being named Fine Particulate Organic Matter; FPOM) which may constitute an important food source for other organisms (e.g. Graça and Canhoto, 2006). Thus, both communities allow the transfer of the allochthonous energy and nutrients to the rest of the food webs.

Headwater streams have long been altered by human activities. Among these alterations, these ecosystems have often been subjected to hydromorphological, chemical and ecological impairments due to the presence of fishpond dams (*i.e.* drainable shallow lakes used as extensive fish production systems). Most of these agrosystems were created, as early as the Middle Ages in Europe, by the building of a dam on headwater streams, these systems offering adequate hydraulic conditions (low flow) for the sustainability of a dam and enabling a fast pond filling after the fishing period. For all these reasons, extensive fish production systems are today very common in these hydrosystems, including on temporary streams located in clay river basins (allowing water retention during dry periods) in lowland plains (Bartout, 2012; *Personal observation*). Oertli and Frossard (2013) estimated that there are more than 300 million ponds around the world. For example, in France, more than 251,000 fishponds have been counted (Bartout and Touchart, 2013). As suggested by various authors, large dams built across headwater streams could trigger changes in the hydromorphology, water quality, biodiversity and functioning of downstream lotic ecosystems (*e.g.* Bunn and Arthington, 2002; Elosegi and Sabater, 2013). Yet, little information is available about the impact of fishpond dams (as weirs favouring stream hydrology modifications) on the ecological processes taking place in headwater streams, which is most obvious when considering temporary rivers or streams (Datry *et al.*, 2014). Some studies showed that the presence of fishponds on streams increases the sedimentation of allochthonous CPOM in fishponds due to low currents and also influences other water abiotic parameters (*e.g.* turbidity and temperature), at least during part of the fish production cycle (Banas *et al.*, 2002 and 2008; Le Louarn and Bertru, 1991; Touchart and Bartout, 2010). For example, Touchart and Bartout (2010) showed that these agrosystems can increase (at least by 1°C) water temperature downstream, a parameter that is known to positively influence microbial activities and accelerate leaf litter decomposition (Ferreira and Chauvet, 2011). At the same time, they promote autochthonous organic matter (OM) production (Vadeboncoeur *et al.*, 2003; Nöges *et al.*, 2010), with the development of macrophytes, phytoplankton or periphyton in fishponds before being transferred to the downstream receiving streams. It must be noted that this autochthonous OM has different chemical properties

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

compared to allochthonous OM that normally predominates in headwater streams. It exhibits lower C/N ratios and higher FPOM/CPOM ratios, and contains fewer refractory compounds (Banas and Masson, 2003). Autochthonous OM is therefore more labile and should be more easily transferred into stream food webs. Recent studies also showed that increased inputs of labile carbon could accelerate leaf litter conditioning and consequently shredder activities (Danger *et al.*, 2013).

Multiple stressors associated with the presence of fishpond dams (*e.g.* water flow, suspended materials, temperature, organic matter resources and nutrient loads) are expected to have strong effects on temporary headwater streams at different scales from cell metabolism to aquatic communities that could affect fundamental ecological processes such as leaf litter breakdown. It has been shown that in temporary streams invertebrate communities are well adapted to flow discontinuity and many of them have developed strategies (terrestrial stage, dormancy, resistance form, etc.) to survive dry periods (*i.e.* Boulton, 2003; Arscott *et al.*, 2010). Consequently, any changes in water flow regime, chemical properties and/or food resources may affect bacteria, fungi and shredder communities (that break down leaf litter in stream). As a consequence they may affect OM processing and thus stream ecosystem functioning, especially in temporary context (Datry *et al.*, 2011; 2012; Corti and Datry, 2012; Sabater *et al.*, 2016). For these reasons, leaf litter breakdown (LLB) and associated communities are believed to be well suited for evaluating the effects of fishpond dam perturbations on temporary stream functioning (Casas *et al.*, 2000; Gessner and Chauvet, 2002; Tank *et al.*, 2010).

In this study, we tested the hypothesis that fishpond dams strongly affect the functioning of temporary headwater streams along their longitudinal gradient. Two contrasting scenarios were considered. On the one hand, LLB rates were expected to increase downstream of the dam due to better litter conditioning with labile carbon additions and water temperature elevation downstream. On the other hand, LLB rates were expected to decrease due to community changes (*e.g.* more collector-feeders and generalist taxa to the detriment of shredders) or with diet changes of shredders (*e.g.* preference for rich autochthonous OM coming from fishponds). To the best of our knowledge, studies performed on the effects of dams on headwater stream functioning are limited to comparisons between one upstream site and one downstream site (*e.g.* González *et al.*, 2013; Martínez *et al.*, 2013). Yet, dams could affect community dispersal and recolonization from downstream, especially in temporary streams (Acuña *et al.*, 2005). Therefore, to test our hypothesis we used an original experimental approach. It consisted in selecting six headwater streams and pairing them off, each couple corresponding to one stream without fishponds and one stream with a fishpond dam within a restricted and similar

geographical area (forested catchments). We studied the LLB and the associated biological communities (microorganisms and shredders) across a longitudinal gradient.

3 Materials and methods

3.1 Study sites

To investigate fishpond effects on stream continuum functioning, six temporary headwater streams located on the Sarre River basin (Region of Great East, north-eastern France) were studied (Fig. 22; Table S2, in supporting information). The stream river beds were relatively homogenous and mainly composed by impermeable clay substratum (Chambre Régionale d'Agriculture Lorraine, 1988). These streams are mainly fed by rainwater and show marked seasonal patterns, with dry periods from late spring to autumn, and flow periods from late autumn to spring. Our experimental strategy included a selection of three couples (noted A, B, C), each of which consisting of one stream without fishponds (noted Ref) and one stream with a fishpond dam (noted Fp). To establish these three couples (Ref A and Fp A; Ref B and Fp B; Ref C and Fp C), care was taken to have similar environmental characteristics concerning each lotic system (irrespective of the presence of a fishpond) and its catchment (Tab. 7). For a given couple (Ref and Fp), the catchment areas and their geomorphologic characteristics (calculated using a 25 m digital elevation model (BD Alti, IGN), ArcGIS Desktop Software and Arc Hydro tool) were therefore similar. The recorded characteristics were also validated by field surveys. The water quality characteristics measured on each measuring station are given in table 8. All the catchments were mainly covered with deciduous forests (*Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica* and *Quercus sp.*). All six studied streams are located within a limited geographical area (38 km²) and in the same hydro-ecological area (homogeneous geology with Triassic sedimentary deposits and climatic conditions; Wasson *et al.*, 2002).

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

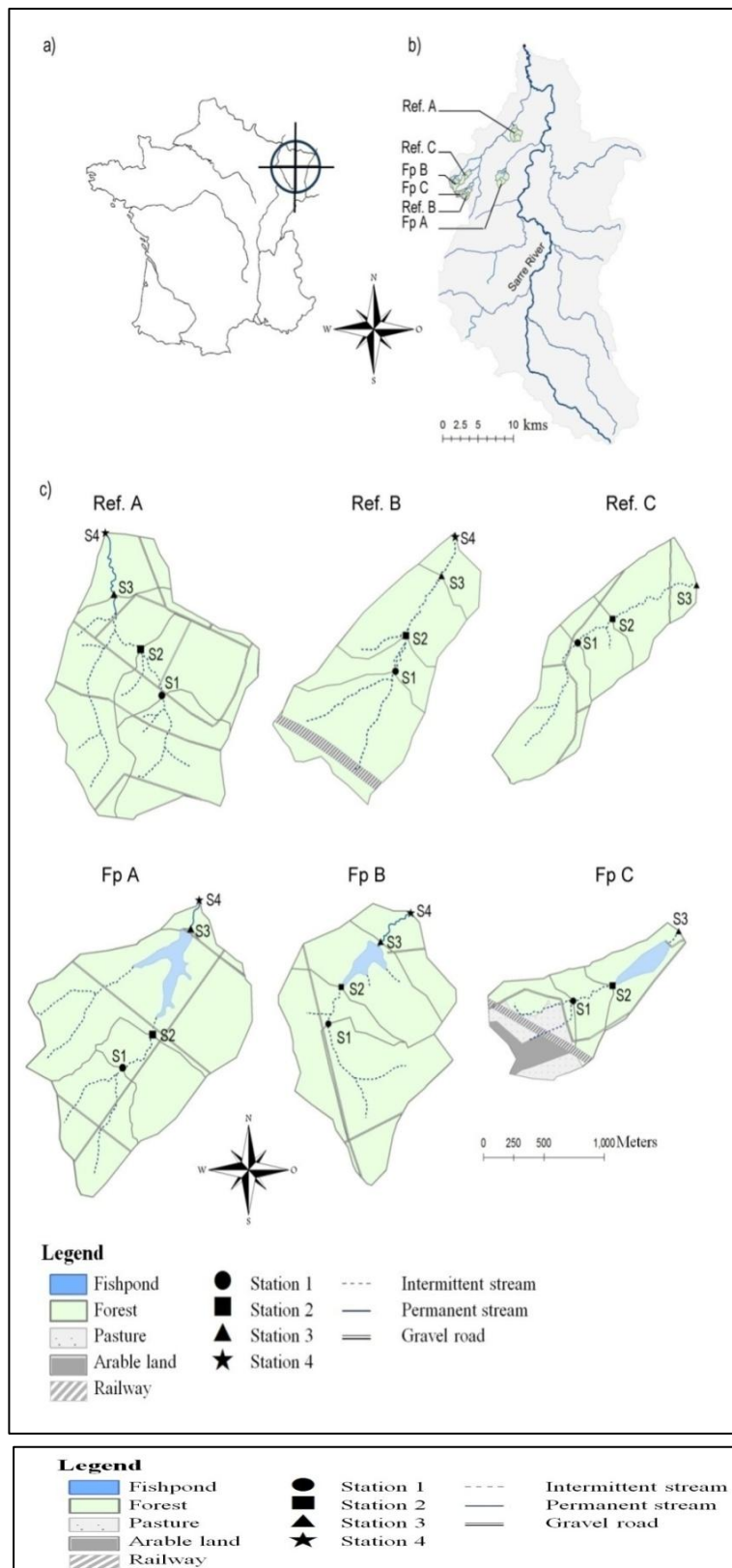


Figure 22. Location of the study area. (a) France, Great East Region; (b) Sarre river basin and location of the six study catchments; (c) Land use and location of the measuring stations on the catchments. Stations were disposed along a longitudinal gradient of streams from upstream (S1) to downstream (S3-S4).

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

Along the longitudinal gradient of these six streams, we identified three (couple C) or four (couples A and B) measuring stations (noted S1, S2, S3 and S4, from upstream to downstream, as indicated in Fig. 22). Couple C only had three measuring stations because of the short length of the stream downstream S3 in Fp C. Each measuring station covered a 30 m long reach over which leaf bags were deployed. For the streams with fishpond dams (Fp A, Fp B and Fp C), the measuring stations S1 and S2 were located upstream of the fishponds, and the measuring stations S3 and S4 were located downstream of the fishponds. A total of 22 measuring stations were therefore selected and, for each couple (A, B or C), these measuring stations were located as far as possible at a similar distance from the source point of the stream and within forested catchments of similar size. Besides, an increased catchment size and/or leaks from fishpond dams led some downstream stations to have permanent flows (Tab. 7). The stations which were continuously flooded during the summer period were named 'permanent stations' (the others being referred to as 'temporary stations').

The three fishponds concerned here covered surface areas of 8 ha, 4.7 ha and 4.9 ha for Fp A, Fp B and Fp C, respectively. Dating from the Middle Ages, they have been managed for extensive fish polyculture. Management operations include a two- to four-year cycle production involving a three-step process: step 1 consists in filling the ponds with water inputs from small tributaries and precipitations; step 2 is a pseudo-balance phase during which fish are stocked and grown in fishponds (for 2-4 years), without any voluntary input (food or chemical products); and finally step 3 is when ponds are emptied to allow fish to be harvested. The present study was conducted during the second step of the management operations.

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

Table 7. Characteristics of the study sites. The values are expressed in mean $\pm$ standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DF = Downstream

Stream	Measuring station	Location	Distance from source (m)	Catchment area (ha)	Flow (temporary / Permanent)	Strahler Stream order	Channel width (m) ¹	Flow rate (L.s ⁻¹) ¹	Water velocity (cm.s ⁻¹) ¹	Dominant riparian vegetation
Reference streams										
Ref A	S1	UR	1050	53.8	T	1	1.4 $\pm$ 0.8	4.7 $\pm$ 2.9	5.7 $\pm$ 1.2	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>
	S2	UR	1550	129.7	T	1	2.1 $\pm$ 0.7	5.5 $\pm$ 3.8	3.8 $\pm$ 1.2	<i>F. sylvatica</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i>
	S3	DR	2300	243.9	P	2	3.3 $\pm$ 0.2	14.6 $\pm$ 7.1	4.8 $\pm$ 1.7	<i>C. betulus</i> , <i>F. sylvatica</i> , <i>A. pseudoplatanus</i>
	S4	DR	2562	252.4	P	2	3 $\pm$ 0.3	14.8 $\pm$ 7.3	4.0 $\pm$ 1.5	<i>F. sylvatica</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. pseudoplatanus</i>
Ref B	S1	UR	1110	71.0	T	1	1.2 $\pm$ 0.3	4.3 $\pm$ 2.5	3.6 $\pm$ 0.2	<i>C. betulus</i> , <i>F. sylvatica</i> , <i>Quercus sp</i>
	S2	UR	1460	97.4	T	1	1.9 $\pm$ 0.7	6.1 $\pm$ 3.1	1.7 $\pm$ 1.0	<i>C. betulus</i> , <i>A. glutinosa</i> , <i>F. sylvatica</i>
	S3	DR	1970	127.3	T	1	2.6 $\pm$ 0.4	8.1 $\pm$ 3.6	3.1 $\pm$ 0.6	<i>C. betulus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>
	S4	DR	2320	141.6	T	1	3.2 $\pm$ 0.3	10.6 $\pm$ 4.6	3.7 $\pm$ 1.1	<i>A. glutinosa</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i>
Ref C	S1	UR	1175	52.6	T	1	1.5 $\pm$ 0.5	4.8 $\pm$ 3.6	3.2 $\pm$ 0.5	<i>A. glutinosa</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i>
	S2	UR	1515	65.1	T	1	1.7 $\pm$ 0.4	6.4 $\pm$ 4.9	2.7 $\pm$ 1.2	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>C. betulus</i>
	S3	DR	2005	103.2	T	1	3.7 $\pm$ 1.8	9.2 $\pm$ 6.2	1.4 $\pm$ 0.8	<i>F. excelsior</i> , <i>A. glutinosa</i>
Impacted streams										
Fp A	S1	UF	1075	52.3	T	1	3.3 $\pm$ 1.1	6.7 $\pm$ 4.8	4.9 $\pm$ 0.7	<i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i> , <i>F. excelsior</i>
	S2	UF	1610	97.9	T	1	2.3 $\pm$ 0.2	7.45 $\pm$ 4.1	3.5 $\pm$ 1.8	<i>Fraxinus excelsior</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i>
	S3	DF	2360	231.1	P	2	2.2 $\pm$ 0.4	18.1 $\pm$ 7.6	4.7 $\pm$ 0.5	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>F. sylvatica</i>
	S4	DF	2600	248.5	P	2	2.8 $\pm$ 0.7	19.3 $\pm$ 8.3	3.1 $\pm$ 0.6	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>Quercus sp</i>
Fp B	S1	UF	1300	69.3	T	1	1.8 $\pm$ 0.3	3.5 $\pm$ 2.8	3.9 $\pm$ 2.0	<i>F. sylvatica</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Quercus sp</i>
	S2	UF	1615	118.9	T	1	2.8 $\pm$ 0.3	7.9 $\pm$ 6.1	1.8 $\pm$ 0.9	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. sylvatica</i> , <i>C. betulus</i>
	S3	DF	2105	174.1	P	1	2.5 $\pm$ 0.4	21.0 $\pm$ 9.7	3.8 $\pm$ 0.9	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. sylvatica</i> , <i>C. betulus</i>
	S4	DF	2423	195.3	P	1	2.1 $\pm$ 0.2	20.6 $\pm$ 10.7	3.3 $\pm$ 0.5	<i>A. glutinosa</i> , <i>Ulmus minor</i> , <i>C. betulus</i>
Fp C	S1	UF	940	56.6	T	1	0.6 $\pm$ 0.6	3.8 $\pm$ 3.8	3.5 $\pm$ 1.4	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. excelsior</i>
	S2	UF	1261	67.4	T	1	1 $\pm$ 0.6	4.7 $\pm$ 4.1	2.9 $\pm$ 1.4	<i>Quercus sp</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>F. sylvatica</i>
	S3	DF	1789	88.9	T	1	1.4 $\pm$ 0.3	9.5 $\pm$ 4.2	3.5 $\pm$ 0.2	<i>A. glutinosa</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>C. betulus</i>

¹ n = 4

Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

Table 8. Water characteristics of each measuring station. The values are expressed in mean $\pm$ standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DF = Downstream Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond

Stream	Measuring station	Location	Temperature (°C) ¹	pH ²	Conductivity ($\mu\text{S.cm}^{-1}$) ²	Turbidity (NTU) ²	O ₂ (mg.L ⁻¹) ²	Nitrate (mg.L ⁻¹) ³	Nitrite (mg.L ⁻¹) ³	Ammonia (mg.L ⁻¹) ³	Orthophosphate s (mg.L ⁻¹) ³
Reference streams											
Ref A	S1	UR	2.6 $\pm$ 2.7	7.4 $\pm$ 0.6	268.4 $\pm$ 301.5	97.4 $\pm$ 51.5	12.2 $\pm$ 1.4	2.41 $\pm$ 0.73	0.01 $\pm$ 0.00	0.06 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01
	S2	UR	2.8 $\pm$ 1.7	7.4 $\pm$ 0.5	444.0 $\pm$ 388.4	99.6 $\pm$ 53.2	12.8 $\pm$ 0.9	2.49 $\pm$ 0.8	0.01 $\pm$ 0.00	0.09 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.01
	S3	DR	2.9 $\pm$ 1.7	7.3 $\pm$ 0.4	548.0 $\pm$ 437.9	81.1 $\pm$ 41.0	12.3 $\pm$ 2.0	2.90 $\pm$ 0.72	0.01 $\pm$ 0.00	0.07 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.00
	S4	DR	3.1 $\pm$ 1.8	7.3 $\pm$ 0.4	732.4 $\pm$ 541.0	80.6 $\pm$ 53.3	11.6 $\pm$ 1.8	2.42 $\pm$ 0.96	0.01 $\pm$ 0.00	0.08 $\pm$ 0.04	0.04 $\pm$ 0.01
Ref B	S1	UR	2.8 $\pm$ 2	6.6 $\pm$ 0.3	175.3 $\pm$ 86.1	90.8 $\pm$ 43.8	10.2 $\pm$ 1.2	1.50 $\pm$ 0.40	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.03	0.02 $\pm$ 0.00
	S2	UR	2.8 $\pm$ 2	6.6 $\pm$ 0.3	283.1 $\pm$ 270.4	69.6 $\pm$ 22.4	11.6 $\pm$ 1.3	1.73 $\pm$ 0.56	0.01 $\pm$ 0.00	0.09 $\pm$ 0.02	0.02 $\pm$ 0.01
	S3	DR	2.9 $\pm$ 1.9	6.5 $\pm$ 0.3	318.6 $\pm$ 148.2	110.2 $\pm$ 74.0	11.7 $\pm$ 1.5	1.56 $\pm$ 0.39	0.01 $\pm$ 0.00	0.08 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.01
	S4	DR	2.9 $\pm$ 1.9	6.6 $\pm$ 0.4	368.8 $\pm$ 161.9	64.3 $\pm$ 30.6	11.2 $\pm$ 2.6	1.43 $\pm$ 0.21	0.01 $\pm$ 0.00	0.11 $\pm$ 0.03	0.02 $\pm$ 0.01
Ref C	S1	UR	3.0 $\pm$ 1.7	7.0 $\pm$ 0.3	356.3 $\pm$ 223.7	70.5 $\pm$ 41.9	10.8 $\pm$ 1.3	1.91 $\pm$ 0.52	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.00
	S2	UR	3.0 $\pm$ 1.8	7.1 $\pm$ 0.3	431.4 $\pm$ 229.0	81.4 $\pm$ 46.9	11.8 $\pm$ 1.5	2.06 $\pm$ 0.46	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.01
	S3	DR	2.9 $\pm$ 1.7	7.1 $\pm$ 0.3	429.6 $\pm$ 204.8	94.4 $\pm$ 54.0	12.7 $\pm$ 1.3	2.17 $\pm$ 0.60	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.01
Impacted streams											
Fp A	S1	UF	2.7 $\pm$ 2	6.9 $\pm$ 0.5	75.3 $\pm$ 20.2	55.2 $\pm$ 19.3	11.1 $\pm$ 1.9	2.67 $\pm$ 0.65	0.01 $\pm$ 0.00	0.09 $\pm$ 0.02	0.01 $\pm$ 0.00
	S2	UF	2.5 $\pm$ 1.8	6.7 $\pm$ 0.5	77.4 $\pm$ 20.0	67.1 $\pm$ 21.4	11.3 $\pm$ 2.7	2.86 $\pm$ 0.53	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.03	0.01 $\pm$ 0.01
	S3	DF	4.2 $\pm$ 1.5	6.9 $\pm$ 0.4	83.5 $\pm$ 8.7	70.7 $\pm$ 10.5	11.2 $\pm$ 1.0	3.00 $\pm$ 0.29	0.01 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.00
	S4	DF	4.3 $\pm$ 1.6	6.8 $\pm$ 0.4	90.6 $\pm$ 10.4	59.5 $\pm$ 7.3	11.6 $\pm$ 1.0	2.89 $\pm$ 0.21	0.01 $\pm$ 0.00	0.08 $\pm$ 0.02	0.02 $\pm$ 0.01
Fp B	S1	UF	2.8 $\pm$ 1.8	6.7 $\pm$ 0.4	225.5 $\pm$ 107.2	44.3 $\pm$ 22.5	12.0 $\pm$ 1.1	1.15 $\pm$ 0.25	0.01 $\pm$ 0.00	0.08 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.00
	S2	UF	2.9 $\pm$ 1.8	6.4 $\pm$ 0.4	197.4 $\pm$ 88.3	39.8 $\pm$ 14.7	11.2 $\pm$ 1.7	1.37 $\pm$ 0.032	0.01 $\pm$ 0.00	0.08 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.01
	S3	DF	4.5 $\pm$ 1.7	6.3 $\pm$ 0.3	143.4 $\pm$ 23.8	54.8 $\pm$ 11.3	10.5 $\pm$ 1.1	1.41 $\pm$ 0.22	0.01 $\pm$ 0.00	0.09 $\pm$ 0.02	0.02 $\pm$ 0.01
	S4	DF	4.2 $\pm$ 1.7	6.5 $\pm$ 0.2	350.6 $\pm$ 151.7	55.2 $\pm$ 8.9	11.4 $\pm$ 1.4	1.33 $\pm$ 0.11	0.01 $\pm$ 0.00	0.09 $\pm$ 0.03	0.02 $\pm$ 0.00
Fp C	S1	UF	2.7 $\pm$ 1.8	7.1 $\pm$ 0.3	353.0 $\pm$ 115.3	189.8 $\pm$ 183.9	12.7 $\pm$ 1.4	5.36 $\pm$ 2.05	0.01 $\pm$ 0.00	0.13 $\pm$ 0.03	0.03 $\pm$ 0.01
	S2	UF	2.7 $\pm$ 1.9	7.2 $\pm$ 0.3	333.2 $\pm$ 118.6	218.0 $\pm$ 252.3	12.8 $\pm$ 1.9	5.18 $\pm$ 1.89	0.01 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.01
	S3	DF	4.1 $\pm$ 1.4	6.9 $\pm$ 0.2	257.1 $\pm$ 208.7	103.6 $\pm$ 30.3	10.9 $\pm$ 1.4	1.82 $\pm$ 0.18	0.01 $\pm$ 0.00	0.11 $\pm$ 0.02	0.01 $\pm$ 0.00

¹ values recorded every 15 minutes during the period under investigation

² n = 6 to 8

³ n = 5

3.2 Leaf litter breakdown

Evaluation of LLB and detritivore communities was performed using the leaf-bag method as described by Gessner and Chauvet (2002). Alder (*Alnus glutinosa*) leaves were collected just after abscission during the autumn 2014 in the Region of Great East (Vosges Mountains) by using a net hung between trees one metre above the ground. Alder was chosen for two main reasons: i) this tree species is common in the riparian zones of the selected streams and ii) Alder litter is a fast decomposing litter (Petersen and Cummins, 1974). The latter point was an important parameter for our study which focused on temporary streams. These environments host high densities of macroinvertebrate species particularly shredder communities that are involved in LLB (Four *et al.*, 2016). Due to dry periods during the summer season, taxa are expected to exhibit annual cycles with both aquatic and terrestrial stages and/or desiccation-resistant stages to survive dry periods buried in streambed sediments (Boulton, 2003; Arscott *et al.*, 2010; Datry *et al.*, 2012). As we have 22 measuring stations at which natural drying can occur at different times, we chose to study LLB and associated communities when hydrology was similar among streams and stations (i.e. during flowing period). Consequently, our study had to be necessarily conducted between the end of autumn and the first summer drying. To raise the maximum activity in streams we have carried out our study from January to March. In fact, this period corresponds to the end of the aquatic life stage for most macroinvertebrates, before emergence in the studied area (pers. observation).

Leaves were air-dried and petiole removed. Three-gram (± 0.02 g) aliquots of this biological material were moistened with deionized water and enclosed in two types of mesh bags: i) coarse-mesh bags (10 mm mesh size) allowing shredder colonization and used to evaluate total LLB rates; ii) fine-mesh bags (0.5 mm mesh size) excluding most shredders and used to evaluate the LLB rates attributed to microbial processing (i.e. fungi and bacteria). Twenty-four bags of each type were submerged at each measuring station (S1, S2, S3, S4) in the six headwater streams (giving a total of 528 bags per mesh type). The implementation required five days (from 26th to 30th January 2015) and corresponds to day 0. Six replicate bags of each type were recovered from the streams at each measuring station after 7, 14, 28 and 42 days, stored individually in zip-lock bags and returned to the laboratory in a cool box. To avoid loss of shredders, coarse-mesh bags were removed from the streams using a 0.5 mm (mesh size) sieve, and invertebrates were put into zip-lock bags. In the laboratory, leaves were rinsed individually on a 0.5 mm (mesh size) sieve, to remove exogenous material and/or invertebrates, in coarse-mesh bags. All the exogenous material and invertebrates in the coarse-mesh bags were preserved in 70% ethanol. Leaf samples were oven-dried at 70°C for 48 h, weighted to the

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

nearest 0.01 g and ground. Subsamples of ground leaves from each bag were ashed for 4 h at 550°C to relate air dry mass to Ash Free Dry Mass (AFDM). We used ten extra fine-mesh bags that were placed in tap water for 48 h to evaluate the initial leaching, dry mass and AFDM (i.e. initial leaching accounted for 10.6 %). Remaining leaf mass in the bags exposed in streams was expressed as a ratio between samples and initial leached litter expressed in AFDM.

3.3 Microorganisms: fungal and bacterial molecular densities

Evaluation of the fungal and bacterial molecular densities was carried out using leaves enclosed in fine-mesh bags and submerged for 28 and 42 days in the six streams. Only these two dates were selected for analyses because it was a particularly cold year with slow microbial decomposition, and we preferred to focus our analyses on the most advanced decomposition stages. To this end, three bags were randomly taken at each measuring station and a set of five discs were cut out from random leaves in each selected bag (Ø12 mm), avoiding central veins, and frozen at - 18°C until processing. To estimate bacterial and fungal density variations induced by longitudinal gradient and/or fishpond dams, the quantifications of the number of 16S rRNA and 18S rRNA gene copies were used, respectively, as described by Cébron *et al.* (2008) and Thion *et al.* (2012). However, if these approaches, can be quite effective to detect changes in the relative density of microbes among different sites they cannot be used to quantify the absolute microbial biomasses neither to compare the number of gene copy between bacteria and fungi (Manerkar *et al.*, 2008).

DNA extraction and real-time qPCR analysis were subsequently performed on these leaf samples. For DNA extraction, subsamples of five leaf discs were carefully fragmented and total DNA was extracted using the PowerSoil DNA Isolation kit (MO BIO Laboratories, Carlsbad, CA). Total DNA concentration in extracts was determined using a NanoDrop spectrophotometer (ThermoFisher Scientific). Then, a subsample of each extract was diluted with the buffer solution of the PowerSoil kit to 5 ng.L⁻¹ before amplification. 968F and 1401R primers were used as universal primers for real-time qPCR amplification of bacterial 16SrDNA according to the method described by Cébron *et al.* (2008). Fung5F and FF390R primers were used as universal primers for real-time qPCR amplification of fungal 18SrDNA as described by Thion *et al.* (2012). Bacterial and fungal gene densities were expressed as rRNA gene copies per cm² of leaf litter.

3.4 Shredder communities

Invertebrates sampled at day 14 and day 28 were identified to the lowest practicable taxonomic level (*i.e.* species, if not genus or family for invertebrates, Tachet *et al.*, 2010) and counted. Identification and counting were performed with a stereomicroscope (Nikon SMZ-800N). Invertebrates were divided into two groups, shredders and others, according to the feeding guilds described by Tachet *et al.* (2010). According to the fuzzy coding proposed in Tachet *et al.* (2010), we consider as shredder all the taxa that exhibit shredder feeding habits in more than 20% of the time. Moreover, as mainly invertebrate shredders are directly involved in LLB, and also because coarse leaf litter bags are preferentially colonized by this group, we chose to work specifically on shredder assemblages. Biomass was determined by weighing dried individuals (55°C, 48 h) to the nearest 0.1 mg. The abundance and richness for the shredder communities were expressed as leaf bags and their biomass was expressed as AFDM of leaf litter remaining in leaf bags.

3.5 Data analysis

LLB rates (k_f or k_c , fine- or coarse-mesh bag rates, respectively) of each measuring station were estimated by fitting mass loss data to a negative exponential model as described by the following formula: $\%AFDM_t = e^{-kt}$ (where $\%AFDM_t$ is the percentage of leaf litter AFDM remaining at time t (expressed in day) corrected by the initial AFDM (after leaching), and k (day^{-1}) is an LLB rate constant). For each stream, longitudinal changes in LLB rates were assessed by analysis of covariance (ANCOVA) followed by Tukey's multiple comparison test on the regression lines obtained for each measuring station (S1 to S3-4).

In order, for our data sets, to approximate a normal distribution, density, abundance and biomass data were log transformed. Besides, as we had no date effects (*i.e.* no significant difference between the various sampling dates) on microbial gene density or abundance and biomass of shredders ($P > 0.05$), we chose to pool the data from each measuring station.

For each stream, longitudinal dynamics of bacterial and fungal abundance, as well as shredder abundance or biomass considering all measuring stations were assessed using ANOVAs followed by Tukey's HSD tests (Zar, 1996). We calculated the effect size (log ratio of means; Hedges *et al.*, 1999) from each couple (A, B and C) in order to consider a potential fishpond effect on LLB, microbial densities, and shredder abundance and biomass. This analysis allows measuring and comparing the amplitude of the fishpond effect along streams. Effect sizes were calculated for each measuring station of a couple as the ratio between average values (DNA gene copy

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

numbers, shredder abundance and biomass) at the considered station (S1, S2, S3 or S4) in the stream with a fishpond (Fp) and its counterpart (S1, S2, S3 or S4) in the control stream (Ref). Concerning LLB, effect sizes were calculated for each measuring station of a couple, using the LLB rates calculated by the model as average values and the associated 95% confidence interval as proxy variability among the replicates. Strictly positive log ratios from a given station indicate a significant positive fishpond effect on the considered variable at this station.

To generalize our results, the composition of shredder communities was examined among all the measuring stations using non-metric multidimensional scaling (NMDS; Clarke, 1993) followed by PERMANOVA analyses (Mc Ardle and Anderson, 2001). The similarity matrix was calculated using Bray-Curtis ecological distance on log-transformed densities. Moreover, this analysis aimed to focus on differences among the measuring stations (*i.e.* compositional shift among stations) in order to explain the recorded LLB rate differences. Thus, ordinations were computed using the average density of leaf bags over time (*i.e.* average density between a given location of a leaf bag at day 14 and its counterpart at day 28) to minimize the temporal colonization effect. Then, multiple PERMANOVA analyses were performed on the similarity matrix and 95% confidence interval ellipses were calculated and plotted on the NMDS, to identify the main factors explaining ordination differences among stations. The important categorical factors identified - *i.e.* streams ($n = 6$), measuring stations (S1, S2, S3, S4), locations (upstream reference, downstream reference, upstream fishpond and downstream fishpond) and annual flow discontinuity (temporary vs. permanent) - were presented. To elucidate the main drivers of LLB in these headwater streams, partial least-squares (PLS) regressions (Abdi, 2003) were used to construct a descriptive model predicting LLB across our 22 measuring stations from a panel of selected factors known to influence litter breakdown in headwater streams, including categorical factors (first regression identified with NMDS ordination) and biotic factors (second regression). Categorical factors introduced in the first model were: streams, locations, measuring stations and annual flow discontinuity of the measuring stations. The influence of shredder communities on LLB was assessed by introducing into a second PLS regression model the mean abundance, biomass, relative abundance of total or main groups of shredders (*e.g.* Ephemeroptera+Plecoptera, Trichoptera, Gammaridae, Asellidae and other taxa), microbial gene densities and microbial LLB rates recorded at each measuring station. The generated variable importance in the projection values (VIP) reflects the quality of a given variable to explain LLB rates with respect to its projection among other variables included in the model. A variable with a VIP score greater than one (in terms of absolute value) can be considered as having great correlation with LLB process. Values negatively correlated with LLB were multiplied by a negative coefficient of minus one on the presented graphic to facilitate interpretation (Fig. 27).

All data analyses were performed with R software (R development Core Team, 2015, using “vegan”, “ggplot2”, “nlstools”, “lattice” and “agricolae” packages) and XLSTAT (Addinsoft). The significance level for all statistical analyses was set at 0.05.

4 Results

4.1 Leaf litter breakdown

The LLB rates (microbial and total) recorded across longitudinal gradients from upstream (S1, S2) to downstream (S3, S4) for the three couples (A, B, C) are illustrated in Fig. 23. Nonlinear regressions provided good estimates of exponential LLB rates (t -test for regression slopes: $t > 5.7$, $P < 0.001$, intercept (0.96-0.98) and $t > 9.9$, $P < 0.001$, intercept (0.98-1.15) for microbial and total litter decay, respectively). Microbial LLB rates ranged from 0.003 to 0.005 day⁻¹ and total LLB rates ranged from 0.006 to 0.052 day⁻¹. Among streams and measuring stations, LLB rates were always higher in coarse- than in fine-mesh leaf bags (Fig. 23a). At upstream stations from the streams hampered by dams, the recorded total LLB rates were variable but overall in the same range as those recorded at the upstream reference stations (0.007-0.015 and 0.006-0.023 day⁻¹ for Ref and Fp streams, respectively). Concerning the downstream stations from Fp A and Fp B, the recorded values were relatively high (0.041-0.052 day⁻¹) compared to total LLB rates reported for their corresponding stations from the reference streams (0.014-0.034 day⁻¹). ANCOVA performed on each stream revealed that in streams hampered by dams, a significant increase (from upstream to downstream) in microbial LLB rates was observed only in streams Fp A and Fp B (ANCOVA time $\times$ station interaction: $F = 2.0$; $P = 0.11$, $F = 0.5$; $P = 0.69$, $F = 5.1$; $P = 0.09$, $F = 3.0$; $P = 0.04$, $F = 3.1$; $P = 0.03$ and $F = 0.8$; $P = 0.44$ for Ref A, Ref B, Ref C, Fp A, Fp B and Fp C, respectively). For Fp C no increase was observed, but values at upstream stations were relatively high compared to all other stations. The downstream station (S3) was in the same range as other downstream fishpond stations. Moreover, when looking at the effect size (log ratio Fp/Ref for each measuring station) from each couple (A, B and C) in order to consider a potential fishpond effect on microbial LLB (Fig. 23b, confidence interval (CI) values are given in Tab. S3), results were always positive for both downstream stations (S3 and S4) and with significant effects (*i.e.* with no confidence intervals overlapping zero) for four of the five measuring stations. Concerning upstream stations, results were more variable (*i.e.* with positive and negative effects: see Fig. 23b and Table S3).

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

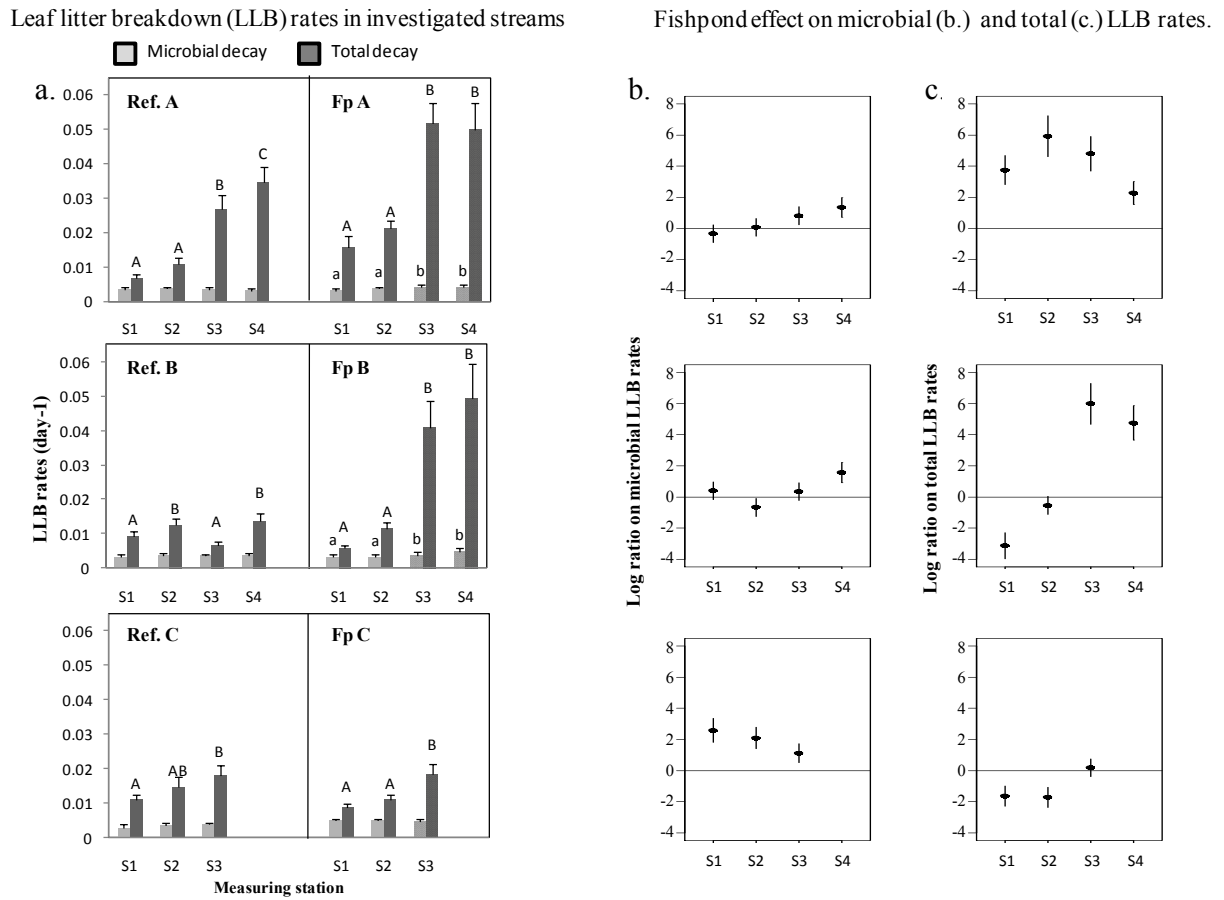


Figure 23. Left panel: (a) comparison of microbial (fine-mesh bags) and total (coarse-mesh bags) leaf litter breakdown (LLB) rates along longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). LLB rates were expressed as day⁻¹. Vertical bars indicate 95 % interval confidence and different letters indicate significant differences between measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANCOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals for fishpond effects across stations among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on microbial LLB (b) and total LLB (c). Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond.

Concerning the total LLB rates (Fig. 23a), significant differences among stations were observed on each stream (ANCOVA time $\times$ station interaction: $F = 62.3$; $P < 0.001$, $F = 17.7$; $P < 0.001$, $F = 8.3$; $P < 0.001$, $F = 59.3$; $P < 0.001$, $F = 65.6$; $P < 0.001$ and $F = 9.2$; $P < 0.001$ for Ref A, Ref B, Ref C, Fp A, Fp B and Fp C, respectively), with an overall increase in LLB rates between upstream and downstream sites (except for Ref B). Total breakdown rate ratios between upstream (S1) and downstream stations (S4 or otherwise S3) were 5.1, 1.5 and 1.6 for Ref A, Ref B and Ref C, respectively, and reached 3.4, 8.4 and 2.1 for Fp A, Fp B and Fp C, respectively. At downstream sites (S3 and S4) from Ref A, Fp A and Fp B, total LLB rates were relatively high (greater than

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

0.027 day⁻¹; at least 1.3 times greater than rates recorded at all other stations). Effect sizes performed on total LLB rates (Fig. 23c; Table S3) were highly variable among couple sites at upstream stations (S1 and S2). Besides, at downstream stations, effect sizes were always positive and significant values were recorded for both measuring stations of couple A and couple B (CI in Tab. S3).

4.2 Microbial gene densities

The microbial gene densities recorded for the three couples at the different measuring stations are illustrated in Fig. 24. Mean fungal gene densities ranged from 5.9×10^5 to 2.9×10^6 and mean bacterial gene densities ranged from 4.5×10^6 to 1.35×10^7 (Fig. 24a).

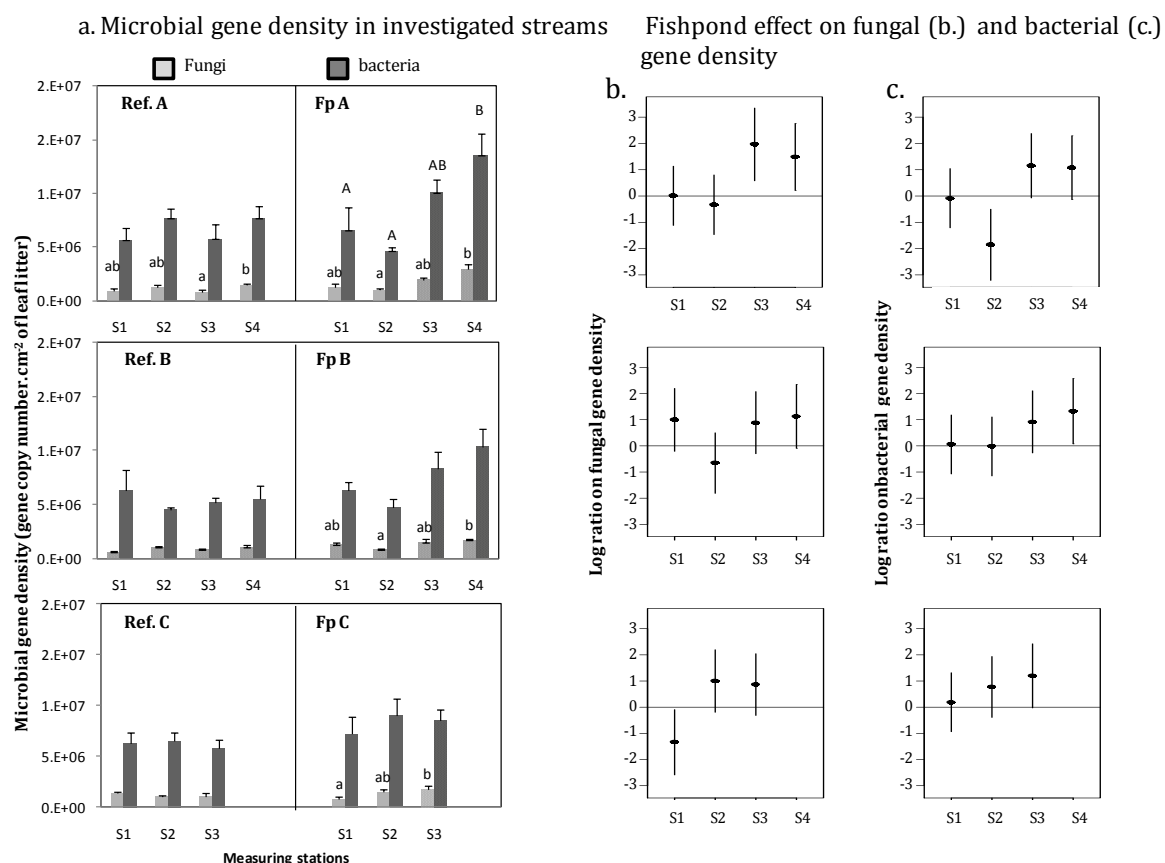


Figure 24. Left panel: (a) Comparison of microbial (fungi and bacteria) gene densities ($\pm$ Standard Error (SE), $n = 6$) across the longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). Different letters indicate significant differences between the measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals (CI) for fishpond effects across stations

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on (b) fungal and (c) bacterial gene densities. Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond.

Statistical analysis performed on fungal gene density showed significant differences among stations for only one reference stream ($P = 0.04$, Ref A), and for all Fp streams ($P = 0.01$, $P = 0.02$ and $P = 0.02$ for Fp A, Fp B and Fp C, respectively). In these streams, the observed differences could not be related to measuring stations along a continuum from upstream to downstream stations (Fig. 24a). Considering Ref A, fungal gene densities showed significant differences between the two downstream stations, S3 and S4. However, for the Fp streams, significant differences were always recorded between an upstream station and a downstream station (S2 and S4 for Fp A and Fp B, and S1 and S3 for Fp C) with higher fungal gene densities for the downstream stations. Accordingly, effect sizes performed on fungal gene densities for each measuring station from couples A, B and C (Fig. 24b, CI Tab. S4) were always positive for both downstream stations (S3-S4) but with significant effects only for couple A. For upstream stations, effect sizes were more variable.

Statistical analysis performed on bacterial gene densities showed significant differences among stations only for one Fp stream (Fp A: $P = 0.02$; S4 significantly higher than both upstream stations S1 and S2) (Fig. 24a). At upstream stations (S1 and S2), effect sizes were variable with only one significant value at S2 for couple A (Fig. 24c). However, at both downstream stations (S3 and S4) mean estimate values of effect sizes were always positive but only one significant fishpond effect was recorded (for couple B-S4; Tab. S4).

4.3 Shredders

Overall, in the 264 coarse-mesh bags (22 stations $\times$ 6 replicates $\times$ 2 dates), 11,084 individuals were counted and identified, 67.1% of which were classified as shredders according to Tachet *et al.* (2010). Among the 21 different shredder taxa identified, more than 37.3% were *Gammarus pulex*, while 29.7%, 11.8%, 6.7% and 4.6% were *Nemoura*, *Potamopyrgus*, *Asellus aquaticus* and *Glyptotendipes pallidus*, respectively. All other taxa taken together accounted for less than 10% of total shredder individuals. They belonged mainly to two orders, Plecoptera and Trichoptera. Among all leaf bags, shredder abundance varied from 0 to 557 individuals per g leaf litter AFDM. Shredder biomass varied from 0.39 to 1637.84 mg of dried individuals per g leaf litter AFDM.

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

The abundance and biomass of shredders recorded at each measuring station are given in Fig. 25.

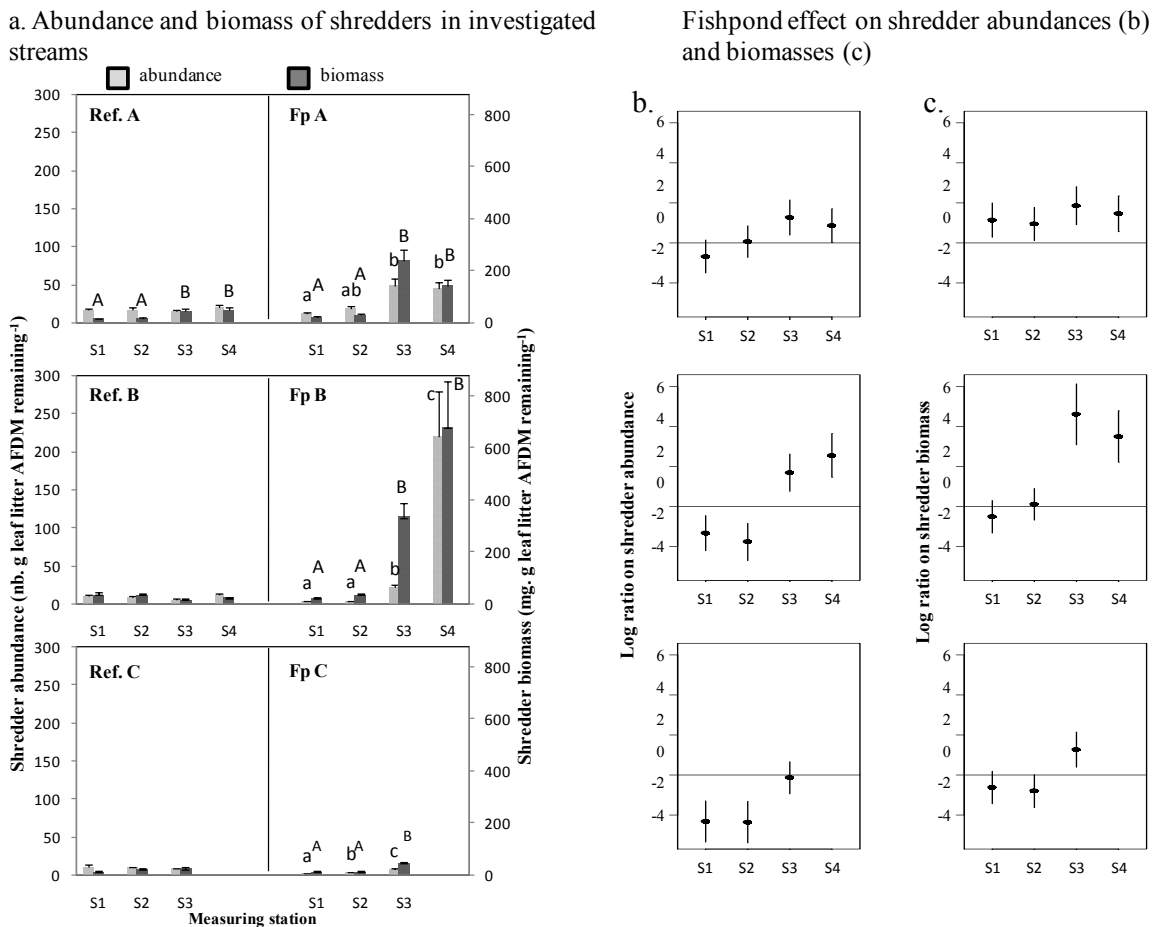


Figure 25. Left panel: (a) Comparison of shredder abundance and biomass ($\pm$ SE, $n = 12$; expressed as number or grams. g of leaf litter AFDM remaining⁻¹) along a longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). Different letters indicate significant differences between measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals for fishpond effects across stations among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on (b) shredder abundance and (c) shredder biomass. Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond.

Shredder abundance (Fig. 25a) showed significant differences among the measuring stations only for Fp streams ($P < 0.001$ for all fishpond streams). For these Fp streams, total abundance showed an overall significant increase from upstream to downstream measuring stations. Effect sizes (Fig. 25b, CI Tab. S5) were mainly negative at both upstream stations (S1 and S2, except for couple A-S2) with significant values at both upstream stations for couples B and C. In contrast, at

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

downstream stations, effect sizes were more variable. However, significant positive values were observed at both downstream stations for couples A and B.

Concerning shredder biomass (Fig. 25a), statistical analysis showed significant differences among measuring stations for one reference stream ($P < 0.001$; Ref A) but also for all fishpond streams ($P < 0.001$ for Fp A, Fp B and Fp C). At upstream stations, effect sizes performed on shredder biomass appeared to be variable and were only significant at upstream stations for couple A (Fig. 25c, CI Tab. S5). In contrast, for downstream stations, effect sizes were always significantly positive indicating much higher biomass of shredders for downstream fishpond stations.

The two-dimensional NMDS ordination of shredder communities at the measuring stations (Fig. 26a) and the overlap of confidence ellipses among the identified categorical factors are given in Fig. 26. When looking at Fig. 26b showing the results for the different streams and in accordance with PERMANOVA results obtained for this factor ($P < 0.001$; Table S6), shredder assemblages between streams were significantly different between streams. Also, Ref A appeared to be different from all other streams due to the presence of specific taxa (*e.g.* *Potamopyrgus*, Fig. 26a). Furthermore, the confidence ellipses obtained from the three fishpond streams were always higher than those obtained from the three reference streams thus indicating a greater change in community composition along the longitudinal gradient of the fishpond streams. Concerning the analysis of the measuring stations (Fig. 26c; Table S6), results showed a slight but significant change ($P = 0.01$) in the invertebrate communities along the longitudinal gradient. When classifying our stations according to the studied locations (Fig. 26d; Table S6), we recorded significant difference ($P < 0.001$; Table S6) and it would seem that it was the downstream fishpond stations (DF) that were different from the upstream fishpond stations (UF) and from all reference stations (UR and DR). This difference was mainly due to the dominance of two taxa, *i.e.* *Gammarus pulex* and *Proasellus*, at these downstream fishpond stations whereas all other stations were dominated by Plecoptera and Trichoptera (Fig. 26a). Finally, when considering the classification based on annual water flow discontinuity of the stations (Fig. 26e; Table S6), temporary stations (T) showed significant differences ($P < 0.001$) in shredder community composition compared to permanent stations (P).

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

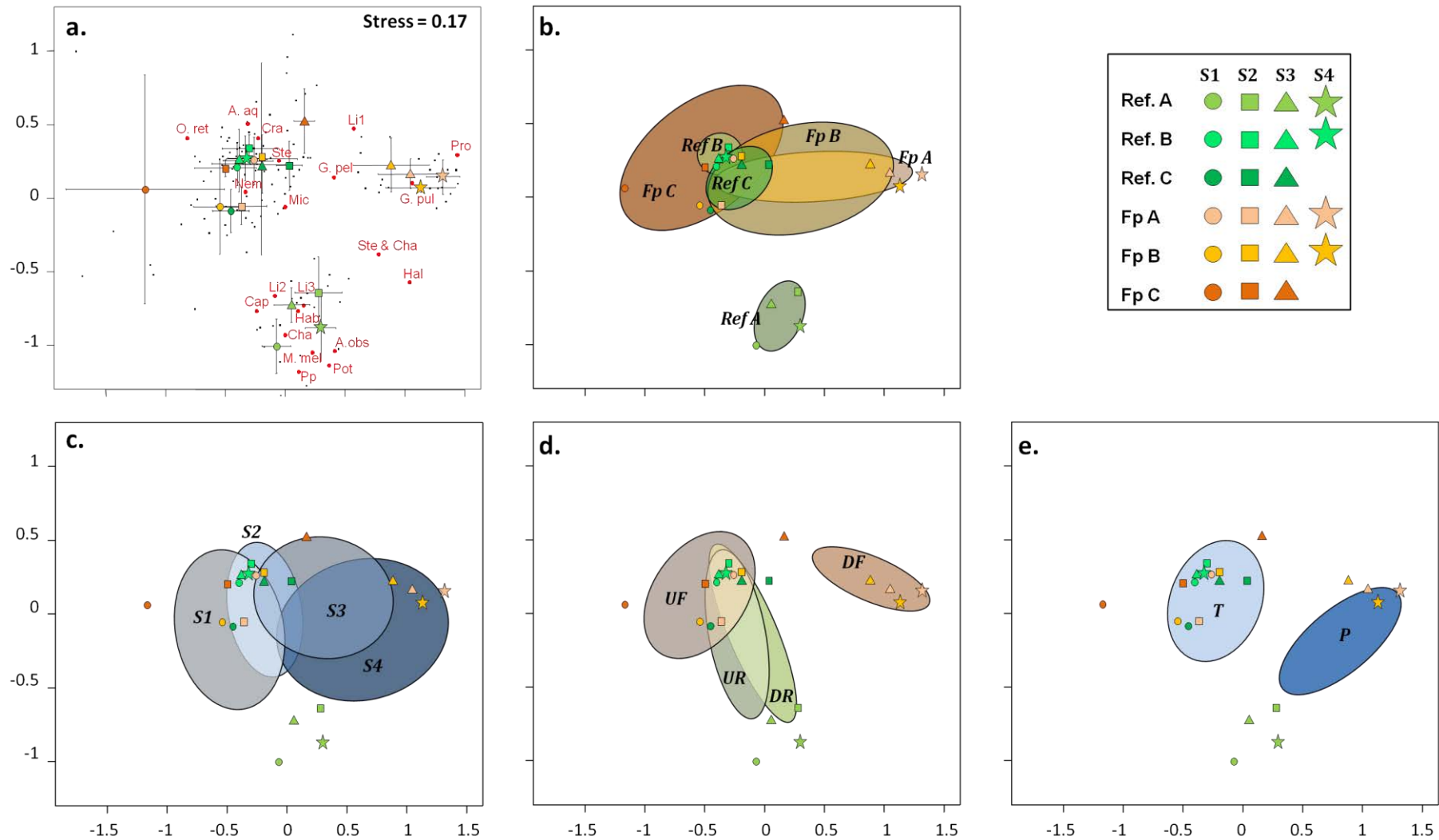


Figure 26⁸.

⁸ please see the title on the following page

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

Figure 26. Non-metric multi-dimensional scaling ordination on detritivore communities. (a) Average coordinates ($\pm$ SD, $n=6$) for the 22 measuring stations and average coordinate for each shredder taxa are displayed. (b), (c), (d) and (e) average coordinates for the 22 measuring stations and 95% ellipse confidence from streams (b), from measuring stations (c), from location, i.e. upstream vs. downstream (d) with upstream reference (UR), downstream reference (DR), upstream fishpond (UF) and downstream fishpond (DF) and (e) with temporary (T) and permanent (P) measuring stations are displayed. On the legend: S1, S2, S3, S4 indicate measuring stations from upstream to downstream sites; Ref A, Ref B and Ref C indicate the reference streams and Fp A, Fp B and Fp C indicate the streams with barrage fishpond. (A. aq.: *Asellus aquaticus*; Li1: *Limnephilus*; Cra.: *Crangonyx*; Mic.: *Micropterna*; O. ret.: *Oligostomis reticulata*; Ste.: *Stenophylax*; Nem.: *Nemoura*; G. pel.: *Glyphotaelius pellucidus*; Pro.: *Proasellus*; G. pul.: *Gammarus pulex*; Ste.& Cha.: *Stenophylacini* and *Chaetopterygini*; Hab.: *Habrophlebia*; Li2: *Limnephilidae*; Li3: *Limnephilini*; Hal.: *Halesus*; Cha. *Chaetopteryx*; Cap.: *Capnia*; Pp: *Potamopyrgus*; A. obs.: *Annitella obscurata*; M. mel.: *Melampophylax melampus*; Pot.: *Potamophylax*).

4.4 Categorical and biological factors associated with leaf litter breakdown

In order to estimate the relative importance of the different studied variables, we considered the Variable Importance in Projection (VIP) from regression models. VIP scores are presented using both PLS regressions, by separating categorical factors (Fig. 27a) from biological factors (Fig. 27b).

Both PLS regression models explained well the variation in total LLB (86.4% and 78.9%) for PLS on categorical factors and on biological factors, respectively. As deduced from the highest VIP obtained by the first PLS regression performed (Fig. 27a), the most significant categorical factor predicting LLB among the 22 measuring stations was the water flow discontinuity (intermittent vs. permanent) of streams (VIP: 1.91); the second one was the stations downstream of the fishponds (VIP: 1.67); the third and last significant categorical factor was the measuring station S4 but its VIP value (1.11) was much lower than those of the first two above-mentioned factors. All the other categorical factors had low VIP values making them less effective in predicting LLB. Concerning biological factors (Fig. 27b), the factor predicting LLB in the 22 measuring stations was the total biomass of shredders (VIP: 1.63). As a result, this factor was highly correlated (d.f. = 21, $r^2 > 0.50$, $P < 0.05$) with the other nine significant factors (i.e. Gammaridae metrics, microbial densities, total abundance of shredders, Trichoptera biomass as positive correlated factors and Ephemeroptera plus Plecoptera (EP) proportion or biomass as negative correlated factors). Moreover, among these factors, the high values obtained from Gammaridae metrics indicated that total LLB rates were highly associated with density of Gammaridae at the

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

measuring stations. In addition, the moderate negative VIP value (-1.35) recorded for EP proportion indicated that EP were good predictors of LLB and that high proportions are associated with low LLB. Similarly, microbial densities could be relatively good predictors (VIP: 1.23 and 1.22 for fungal and bacterial gene densities, respectively).

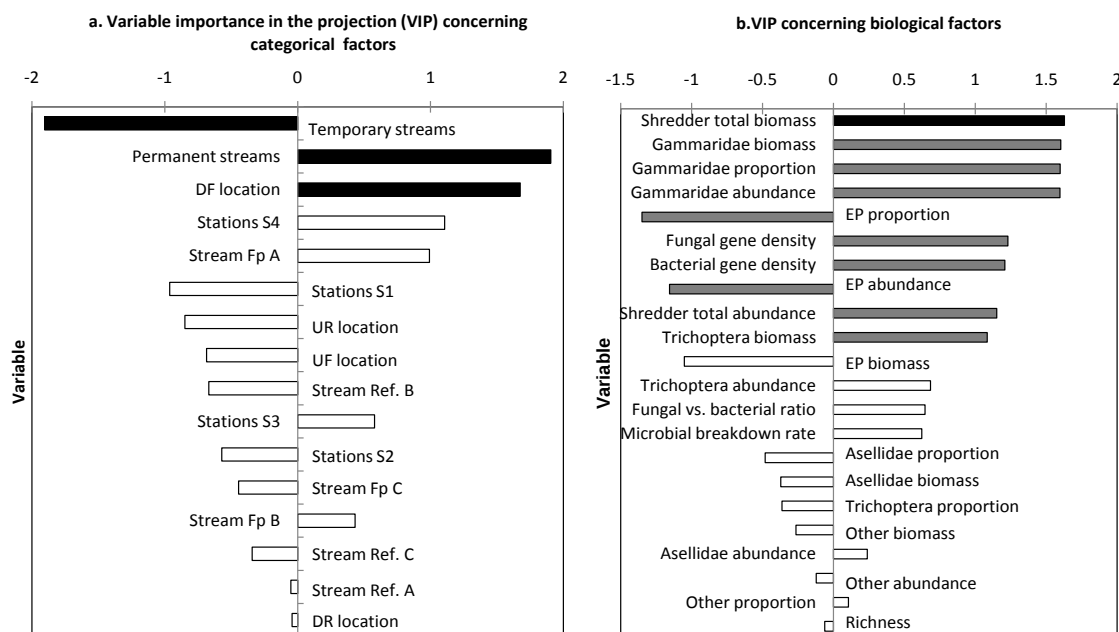


Figure 27. Results of the PLS regressions analysis performed on the 22 total leaf litter breakdown (LLB) rates obtained at measuring stations. Highest relative values indicate the best predicting factors. Positive values are positively correlated, and negative ones are negatively correlated with LLB. Left panel shows the importance of identified categorical factors (a) and right panel shows the importance of biological factors (b) associated with total LLB. Black bars represent the most important categorical factors (a) and biological factor (b). Grey bars show variables significantly correlated with the most important variable (d.f. 21; $r^2 > 0.50$; $P < 0.05$, Pearson rank test). UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond; UR = Upstream Reference; DF = Downstream Reference; EP = Ephemeroptera and Plecoptera.

5 Discussion

5.1 Is the presence of a fishpond important for temporary headwater stream functioning?

Our study investigated fishpond effects on temporary headwater stream functioning by studying the LLB process and associated communities. Our results showed that LLB rates of *Alnus glutinosa* measured for the reference streams (i.e. without fishpond) were similar to those

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

reported by Datry *et al.* (2011) for temporary and permanent streams. Changes in the total LLB rates were recorded downstream of fishpond dams (S3-S4) for each investigated stream with fishpond and also for only one reference stream, Ref A (S3-S4). According to our results, fishpond dams generally stimulated the total LLB at these stations. Among the studies dealing with the effect of dams on LLB, results were highly variable (Casas *et al.*, 2000; Menéndez *et al.*, 2012; Martinez *et al.*, 2013; Four *et al.*, 2016) depending on the water characteristics, the type of dam or the land use between sites upstream and downstream of the dams. Nevertheless, the effect of fishpond dams on the total LLB was moderated by the results recorded downstream of the dam on site C (Fp C). Even if an increase in the total LLB was observed between upstream and downstream sites in Fp C, it remained within the range of those induced by the longitudinal gradient (*i.e.* upstream to downstream) recorded at reference streams.

Contrary to the total LLB, the microbial LLB rates did not increase along the longitudinal gradient of reference streams. Furthermore, the rates recorded in the latter streams were particularly low, and lower than those obtained in other studies on alder microbial decomposition (*e.g.* Lecerf and Chauvet, 2008; Lecerf and Richardson, 2010). Yet, our results are consistent with those obtained by Datry *et al.* (2011) who reported low microbial activities from late winter to early spring because of low water temperatures, as was observed in the field experiment (Tab. 7). Microbial assemblages could be less active during this period due to adverse climatic conditions (Sridhar and Bärlocher, 1993; Rajashekhar and Kaveriappa, 2000). Yet, the good VIP obtained for bacterial and fungal gene densities (Fig. 27b) may suggest that microbe densities could be important drivers of LLB in small headwater streams by conditioning them. The presence of a fishpond dam can lead to an increase in water temperature downstream of the dam (Menéndez *et al.*, 2012; Four *et al.*, 2016). Such an increase was also observed in our study ($\sim 1.5^{\circ}\text{C}$ higher than at other stations; Tab. 7). As previously highlighted (Sridhar and Bärlocher, 1993; Ferreira and Chauvet, 2011; Menéndez *et al.*, 2012), these environmental conditions can favour microbial assemblages by increasing both their activities and densities. Our results are consistent with such an expectation as we observed an increase in the microbial LLB rates at the stations downstream of the fishpond dams (for Fp A and Fp B). This observation was in line with the slightly higher microbial gene densities recorded only at the stations downstream of the fishpond dams (Fig. 24). Besides, this result was mainly observed for fungal gene densities (Fig. 24a). Microbial LLB was higher only at the station downstream the fishpond and it was mainly due to an increase in fungal densities. It may suggest that under these conditions, bacteria, were not really favoured and active compared to fungi as already mentioned by other authors (Gessner *et al.*, 1999; Gulis and Suberkropp, 2003; Pascoal and Cassio, 2004).

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

In the present study, we did not record any shift in shredder densities (colonising coarse-mesh litter bags) between the most upstream and the most downstream stations for the reference streams (except for biomass between upstream and downstream stations in Ref A). This result shows the absence of a longitudinal gradient for this parameter at the studied scale (~1.5 km) in temporary streams. Concerning fishpond streams, the results obtained were more variable. Overall, at upstream stations, even if shredder densities recorded were in the same range as those obtained at reference sites, their abundances were lower than those obtained upstream in the reference streams (Fig 25b). This might suggest that fishponds can have an influence on the shredder densities of upstream communities. If such an effect is confirmed, it would fully justify our experimental approach - *i.e.* choosing to compare reference streams and hampered streams instead of upstream and downstream stations alone as often used to assess the impact of dams on abiotic parameters (*e.g.* Banas *et al.*, 2002). This effect could probably result from a disruption of the downstream colonization due to the presence of the dam (Acuña *et al.*, 2005). At downstream stations of the fishpond, shredder densities recorded were always higher than at upstream stations (Fig. 25a) and higher than at reference streams (Fig. 25b and 25c). This result suggests that microbes were not the only community affected downstream of the fishponds in headwater streams. Also, this result must be linked to the modification of the shredder assemblages observed only between upstream and downstream fishpond stations as underlined by the results of NMDS used for investigating shredder assemblages (Fig. 26a and 26d). In line with our assumption, shredder communities downstream of the fishpond dams were affected, with Gammaridae and Asellidae predominating. The results also showed an increase in the abundance and biomass of shredders along the longitudinal gradient (Fig. 25a) and when comparing downstream fishpond stations to downstream reference stations (Fig. 25b and 25c). Small-dam-related changes in shredder assemblages have already been mentioned in the literature (*e.g.* Mendoza-Lera *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2013) but, contrary to our results, with an overall decrease in the density of shredders. In the present study, the increase in shredder densities was certainly mainly due to the abundance of Gammaridae downstream of the fishponds. Such an increase in Gammaridae downstream of a dam was observed by Menendez *et al.* (2012), also associated with higher microbial conditioning and LLB rates, suggesting that these taxa may be favoured by the environmental conditions provided downstream of dams. The effect of aquatic hyphomycete richness or biomass on LLB for shredders has already been revealed by several studies (*e.g.* Lecerf *et al.*, 2005; Chung and Suberkropp, 2009). In addition, previous studies mentioned that better conditioning of litter could first increase the degradation rate of leaf refractory polymers, which facilitates the assimilation of allochthonous resources by benthic shredders (*e.g.* Nelson, 2011; Graça *et al.*, 2015). In the case of temporary streams

becoming permanent downstream of fishpond dams, *Gammarus pulex* could have been favoured by high food quality inputs but also and probably mainly by permanent flows, explaining in turn the high LLB rates observed under these conditions. In fact, at the downstream station from Fp C, shredder assemblages were intermediate between reference and impacted streams and the dominance of *Gammarus pulex* was not observed. Yet, at this station microbial gene densities and water temperature were in the same range as those of other stations downstream of the fishpond dams suggesting that changes in flow could be another important driver of fishpond impact on stream functioning.

As underlined by our results, fishponds located on temporary headwater streams seem to affect LLB rates and associated communities (microbes and shredders), but only downstream of dams. Our results showed an overall increase in litter decomposition in headwater streams due to an increase in detritivore densities and activities. However, considering the variability observed between the three fishpond streams, generalization of this finding must be made with care.

5.2 Longitudinal gradient and flow continuity as important drivers of litter breakdown in small temporary headwater streams impacted by fishponds

In all streams (Ref and Fp) we measured that the total LLB rates increased with the distance from the source (Fig. 23 and Tab. 7). Yet, most studies dealing with the effects of dams on lotic hydrosystem functioning only compare upstream to downstream sites from the dam (Casas *et al.*, 2000; Mendéndez *et al.*, 2012; Martínez *et al.*, 2013). As highlighted by our results obtained on reference streams, a functional process (LLB) can vary significantly along a short longitudinal gradient in headwater streams. This is particularly true when stream hydrology varies drastically along this gradient [*e.g.* Ref A; showing the evolution of flow duration from intermittent (at the upstream station) to permanent flow (at the downstream stations) during the year]. This result validates our experimental design and underlines the need for taking into account the variability of functional processes along the natural upstream-downstream gradient before considering dam effects.

PLS regression performed on categorical factors confirmed that the presence of fishpond dams was only the second factor, after flow permanence, allowing the changes in LLB observed in our headwater streams to be explained (Fig. 27a). Overall, as the highest total breakdown rates were recorded at the stations showing permanent flows during the summer period (Fig. 23a, Tab. 7), it may suggest that, even with the presence of fishponds on the stream continuum, temporary

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

streams functioning is influenced by drying patterns as already mentioned by Datry *et al.* (2011). This is in agreement with other studies reporting greater breakdown rates in permanent rivers than in temporary rivers (Pinna and Basset, 2004; Boulton, 1991; Datry *et al.*, 2011). Furthermore, the total LLB rates at downstream temporary stations (Ref B-S4, Ref C-S3 and Fp C-S3) were always higher than those at the most upstream stations. Yet, for all these stations current velocity, also known as an important driver of LLB (Boulton *et al.*, 2008; Graça *et al.*, 2015), was not systematically greater than those recorded at upstream stations (Tab. 7). This result suggests that in these particular plain headwater streams, characterised by low current velocity, this parameter was probably not a major driver of LLB compared to mountain and/or tropical streams (during the rainy period). In contrast, at these downstream stations, the first dry events were observed at a later date than at upstream stations suggesting hypothetically shorter drying duration and shorter distances to permanent waters (from downstream permanent flow; i.e. from 100 m to 700 m downstream). Datry (2012) and Datry *et al.* (2011) recorded this pattern and named it the 'drying memory of rivers'. It suggests that breakdown rates and associated invertebrate densities decrease with increasing drying event duration that could confirm the longitudinal gradient observed for the total LLB in our temporary streams. However, during the flowing period, shredder abundance and composition structure of shredder communities did not markedly change along this longitudinal gradient (Fig. 25a and Fig. 26c) even when major changes in natural flow were observed among stations during the year (Tab. 7). Such a finding has already been reported in other studies, suggesting that invertebrate assemblage recovery could be relatively fast in temporary rivers (Boulton and Lake, 1992; Acuña *et al.*, 2005; Datry, 2012).

Besides, the second PLS regression performed on the biological metrics confirmed the functional dichotomy observed between permanent and temporary stations regardless of the fishpond presence (Fig. 27b). It mainly showed that the best predictors of LLB in our streams were linked to the total shredder biomass and the dominance of Gammaridae. Both metrics are known to influence positively LLB (*e.g.* Dangles *et al.*, 2004; Dangles and Malmqvist, 2004; Piscart *et al.*, 2009). Moreover, several studies have shown that numerous taxa and especially shredders were sensitive or intolerant to drying events, hence their lower abundance in temporary streams compared to permanent streams (Williams, 2006; Arscott *et al.*, 2010; Datry *et al.*, 2012). Also, the Gammaridae species (mainly *Gammarus pulex*) found in our streams were described as essentially aquatic taxa with multiannual life cycles (Tachet *et al.*, 2010) and even if they can survive in the hyporheic zone of streams (Datry *et al.*, 2012; Vander Vorste *et al.*, 2016), they must be strongly affected by the drying event, especially when the hyporheic zone is completely dry (Vander Vorste *et al.*, 2016) and/or non functional (i.e. clogged with clay), that was -

CHAPITRE II : EFFET DE L'ÉTANG SUR LES PROCESSUS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

particularly - the case in our stream (located on clay substratum). Thus, in these streams, it suggests that Gammaridae species could be a good descriptor of LLB along a gradient of temporary streams (Mas-Martí *et al.*, 2015; Vander Vorste *et al.*, 2016). However, the dominance of Gammaridae was exclusively observed at downstream permanent fishpond stations (they remained in the minority at downstream permanent reference stations) suggesting that flow discontinuity was not the only parameter that influenced the abundance of this taxon. Also, even if we did not observed nutrient modifications downstream the fishpond (Table 8), we cannot exclude that fish reared in the fishpond produce labile organic matter that could favour microbes (Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016), Gammaridae and thus enhance LLB downstream the fishpond (McIntyre *et al.*, 2008; Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016). Also, even if fish in the streams under investigations were not studied, we cannot exclude a modification of fish communities in streams, due to the escape of reared fish, which could modify the top-down effect on the LLB (Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016).

The above-mentioned arguments have led us to conclude that the presence of a fishpond dam is not the only parameter to be taken into consideration when evaluating the effect of fishpond dams on the functioning of headwater streams, especially when those streams may naturally undergo discontinuity in flow conditions during the summer period. Our findings show that fishpond effects on temporary stream functioning are significant and amplified (with marked changes in shredder communities) when concomitant with hydrological changes resulting from dam leaks during the summer period. Consequently, better management of fishpond dams to maintain the intermittent nature of the stream during the dry summer period, favouring the aquatic-terrestrial habitat mosaics naturally existing in these streams (as already mentioned by Larned *et al.*, 2010), could reduce the impact of fishponds on headwater stream functioning. These are preliminary but promising results which need to be confirmed by further studies on the effect of dams and flow regulation on temporary streams (Larned *et al.*, 2010; Datry *et al.*, 2014).

6 Acknowledgements

The authors gratefully acknowledge the financial support for this project by the 'Agence de l'Eau Rhin-Meuse' and the 'Zone Atelier Moselle'. We sincerely thank P. Hartmeyer, A. Iuretig, P. Chaud, R. Chevalier, B. Le Carrer and Y. Namokel for their field and laboratory work, as well as fish farmers, the 'Domaine de Lindre', the 'Office National des Forêts' and E. De Turkheim for providing us with access permits for sampling.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU DE TÊTE DE BASSIN VERSANT

ARTICLE 3:

**Influence of fishpond on isotopic niche and assimilation of
resources by benthic invertebrates in temporary headwater
streams.**

« En préparation »

Author names

Four Brian^{1,2,3}, Thomas Marielle^{1,3}, Angeli N⁴, Perga M-E⁵, Banas Damien^{1,3}

Affiliations

¹University of Lorraine, UR Animal et Fonctionnalités des Produits Animaux, EA 3998, USC 340
INRA, 54500 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

²INRA, UAR 1275 DEPT EFPA Département Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques.
Centre de Nancy, 54280 Champenoux, France

³LTER 'Zone Atelier Moselle' 54500 Vandoeuvre-lès-Nancy, France

⁴UMR 1137 INRA-UHP Ecologie et Ecophysiologie Forestières, INRA - Centre de Nancy, 54280
Champenoux, France

⁵INRA, UMR CARRTEL, Université Savoie-Mont-Blanc, Thonon les Bains, France

Keywords

barrage fishpond, food web, stable isotopes, trophic dynamics, intermittent river

1 Abstract

According to the River Continuum Concept (RCC), aquatic food webs in temporary headwater streams are mainly supplied by allochthonous resources. However, barrage fishponds are common lentic agro-ecosystems that disrupt headwater streams. Ponds can promote the production of autochthonous organic matter (OM). This OM can then be discharged downstream. It is now well recognize that modification of the food resources in terms of quantity and/or quality can affect macro-invertebrate assemblages in stream. The goal of our study was to investigate the effect of barrage fishpond on the trophic ecology of macro-invertebrate assemblages in stream. We used stable-isotope biomarkers to assess how the energy flow and trophic relationships were affected by the presence of a fishpond. Available food resources and macro-invertebrates were sampled in two selected temporary headwater streams (one of them hampered by a fishpond noted as 'impacted stream' and the other does not and noted as 'reference stream'). Two sampling sites were selected on each stream (upstream and downstream sites). Macro-invertebrate assemblages and densities were analyzed. Then, at each sampling site, isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were evaluated for food resources and dominant macro-invertebrate taxa. Isotopic diversity metrics based on the isotopic composition of each taxa and its relative abundance in the community were used to evaluate global changes of trophic niches. Bayesian stable-isotope mixing models were used to assess change in food sources of the different macro-invertebrate functional feeding groups (scrapers, gatherers, filterers, shrimp-shredders, insect-shredders and predators). Only the upstream site of 'impacted stream' and both sampling sites of 'reference stream' showed similar macro-invertebrate assemblages and isotopic composition. It suggests a low effect of fishponds on the upstream tributaries functioning. In contrast, at the downstream site of the impacted stream, we recorded lower isotopic diversity values and modifications in the isotopic composition of macro-invertebrates. By modifying the food resources, fishpond seems to alter macro-invertebrate assemblages and shifts the trophic dynamics in downstream receiving streams.

2 Introduction

Aquatic food webs are mostly supported by three energy sources: terrestrially derived allochthonous material (such as leaf litter), in-stream autochthonous production (such as biofilms, macroalgae, bryophytes, and/or macrophytes) and the transferring material (mixing of autochthonous production in upstream reaches and allochthonous material) (Vannote *et al.*, 1980). According to Brett *et al.* (2009), each food source has different properties and nutritional value. Due to these differences, these food resources often support different consumer species

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

depending on their preferential feeding habits and nutritional requirements (Merritt and Cumins 1996, Doucett *et al.* 2007). Therefore, as predicted by the River Continuum Concept (RCC; Vannote *et al.*, 1980), there is a longitudinal up- to downstream shift in the availabilities of the three energy sources from allochthonous- to autochthonous resources that modify the macro-invertebrate assemblages along the continuum.

Also, temporary headwater streams represent a major part of stream networks and play a crucial role to maintain ecosystem's health for downstream reaches (Meyer *et al.*, 2007; Acuña *et al.*, 2014; Rasmussen *et al.*, 2013). Due to their position on the river network, their functioning is intimately linked to allochthonous materials. Fisher and Linkens (1973) have shown that over than 90% of the available energy in headwater streams supporting most of the trophic food webs originates from the forested catchment.

Headwater streams have long been altered by human activities. Among these alterations, these agro-ecosystems have often been submitted to hydromorphological, chemical, and ecological impairments due to the presence of fishpond that have been created by the achievement of a dam on headwater streams and used for fish production (Four *et al.*, 2016). Today, these agrosystems are very common around the earth (Oertli and Frossard, 2013). Yet, it is now well known that lentic systems (as fishpond) favoured autochthonous productions (*e.g.* Wetzel, 1983; Banas and Masson, 2003; Torremorell *et al.*, 2009; Nöges *et al.*, 2010). Overall, autochthonous organic matter (OM) exhibits lower C/N ratios, higher fine particulate organic matter (FPOM) / coarse particulate organic matter (CPOM) ratios, contains less refractory compounds, more polyunsaturated fatty acids (Banas and Masson, 2003; Brett *et al.*, 2009) and is thus more labile food resource. However, this autochthonous OM may be transferred to the downstream of the fishpond, precisely in receiving streams causing modifications on the allochthonous vs. autochthonous OM ratio, nutrient inputs and both on the quantity and quality of available food resources (Banas and Masson, 2003). Therefore, studies identifying changes in the relative importance of energy sources, energy flow and trophic relations in aquatic environments were fundamental to evaluate (biological) processes that regulate the ecological integrity of those environments (Fisher and Likens, 1973; Vannote *et al.*, 1980; Thorp and Delong 1994).

In this framework, stable isotope biomarkers of carbon (C) and nitrogen (N) may be a useful tool to assess energy flow and trophic relationships between organisms (Boecklen, 2011; Layman *et al.*, 2012). The ratios between the heavier (^{13}C or ^{15}N) and the lighter (^{12}C or ^{14}N) stable isotopes (expressed relative to a standard; quoted, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively) recorded in the food sources provide information that incorporates the spatio-temporal scales. Also, as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of consumers reflect those of the food resources assimilated (*e.g.* Post, 2002), these tools can be used to identify consumer diets in changing environments. The ^{13}C enrichment between a

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

consumer and its diet is usually low (0.3-1.8 ‰; Caut *et al.*, 2009), as a consequence, $\delta^{13}\text{C}$ is largely indicative of the C sources used by consumers along the food chain (Finlay, 2001; Hayden *et al.*, 2016). In contrast, the $\delta^{15}\text{N}$ trophic fractionations are usually greater (+ 2.5-4 ‰; Peterson and Fry, 1987; Caut *et al.*, 2009) between consumers and their diets. Thus, $\delta^{15}\text{N}$ is commonly used to assess trophic chain length or the position of a given taxa within the trophic chain (Perkins *et al.* 2014; Zanden and Rasmussen, 1999). Then, because of autochthonous aquatic materials present typically lower $\delta^{13}\text{C}$ values compared to allochthonous terrestrial ones (Hayden *et al.*, 2016), stable isotopes of C can be a very effective tool to discriminate food resources in streams.

Therefore, the isotopic ratio of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in macro-invertebrate tissues of the different species can give information on the use and assimilation of resources by the invertebrate communities and consequently the trophic niches diversity and their characteristics within the hydrosystems (Bearhop *et al.*, 2004; Cucherousset and Villéger, 2015). Recently, Bayesian isotope mixing models offer a quantitative approach for estimating the relative contribution of multiple food resources to the diet on an organism (*e.g.* Parnell *et al.* 2010).

In this study, we hypothesis that fishpond could i) modify the different food resource balance in stream (in quantity and composition), ii) affect the invertebrate communities and consequently iii) change the trophic dynamics in forested headwater streams. To develop a better understanding of effect of fishpond on forested temporary headwater stream functioning, we study trophic transfer and relationships of energy in stream basal food webs by using C and N stable isotopes as biomarkers to characterize changes in isotopic niches and in the relative contribution of the food resources to the diet of macro-invertebrates.

3 Methods

3.1 Study sites

The study was carried out in two first order temporary streams located on the Sarre river basin (Great East Region, North-eastern France; Figure 28). The climate is temperate with an average annual air temperature around 10.7 °C and mean annual precipitation of 800 mm. To investigate the effect of fishpond on the headwater stream trophic functioning, we selected two hydrosystems: i) one stream hampered by a fishpond (noted as impacted stream) and ii) a second stream without fishpond (considered as reference stream) in a closed geographical area (adjacent catchments in the same forest). For the two studied streams, we selected two sampling

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

sites base on upstream – downstream gradient with similar distance from the head of the catchment and similar catchment size. On the impacted stream, fishpond takes place between upstream and downstream sampling sites. The four sampling sites correspond to upstream fishpond (UF), downstream fishpond (DF), upstream reference (UR) and downstream reference (DR). For the selection of the two hydrosystems (reference vs impacted streams), care was taken to have similar environmental characteristics concerning lotic system (regardless of the fishpond presence), soil occupation and forest management. Both catchments were covered with deciduous forest (mainly *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica* and *Quercus spp*) with homogeneous development stage between both catchments suggesting similar allochthonous inputs in streams. Dominant riparian vegetation at each sampling site is given in Table 9. The two streams have also similar water characteristics (at least at upstream sites, see Table 9) and they were in good ecological state according to the French “water guide” SEQ-eau (MEED-French Water Agency, 2003).

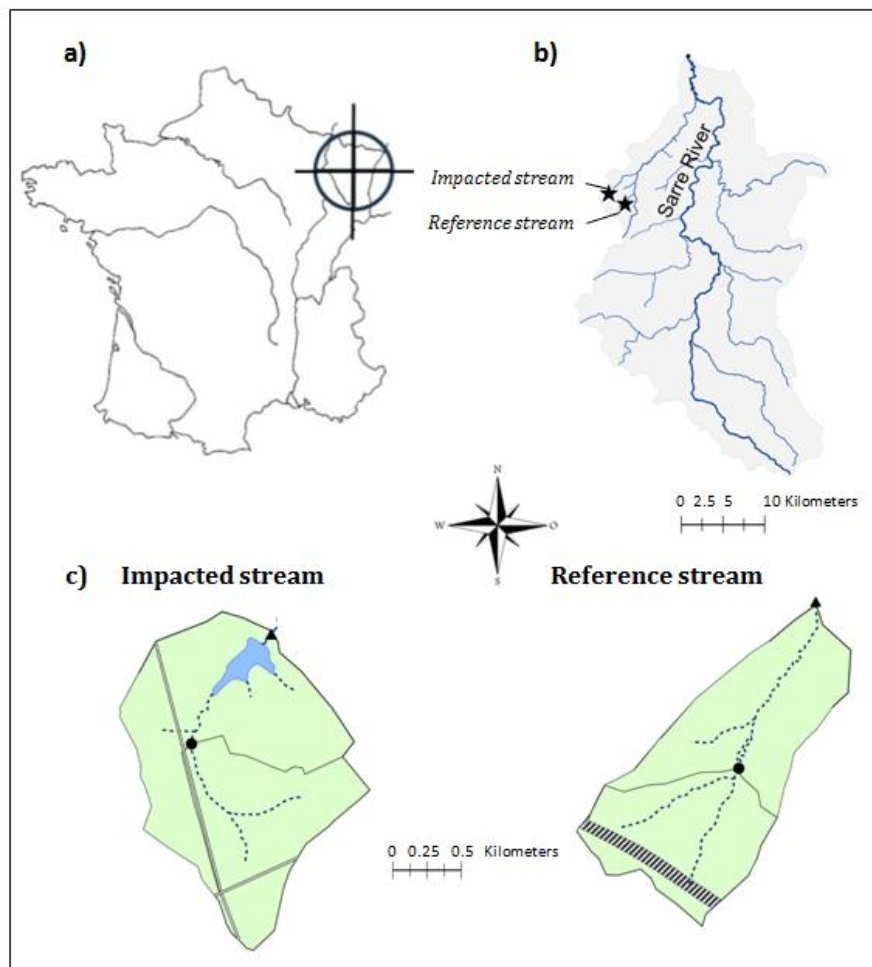


Figure 28. Location of the study area. (a) France, Great East region; (b) Sarre river basin and location of the two studied catchments; (c) Land use and location of the four sampling sites on the catchments. Black circles identified both upstream sites and black triangles identified both downstream sites.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

In the Great East fishpond plain region, headwater streams were mainly rain water supplied. That is why these streams showed strong seasonal drying patterns, with drying period from late spring to autumn, and then flowing period from late autumn to spring. At the downstream fishpond site (DF), water flow was maintained during the summer season due to leaks from the dam. In the two studied lotic systems, with adverse climatic conditions and important canopy cover during the vegetation period, they were little aquatic vegetation dominated by bryophytes (mainly *Fontinalis antipyretica*) except at the DF site where no aquatic vegetation was found. At the four sampling sites, substrates were dominated by clay, silt and gravels.

Table 9. Characteristics of the study sites. The values are expressed in mean $\pm$ standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DR = Downstream Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond

	Impacted stream		Reference stream	
	Upstream fishpond (UF)	Downstream fishpond (DR)	Upstream reference (UR)	Downstream reference (DR)
Distance from source (m)	1300	2105	1110	2320
Catchment area (km ²)	69.3	174.1	71	141.6
Flow (Temporary/ Permanent)	T	P	T	T
Strahler Stream order	1	1	1	1
Channel width (m)	1.8 $\pm$ 0.3	2.5 $\pm$ 0.4	1.2 $\pm$ 0.3	3.2 $\pm$ 0.3
Flow rate (L.s ⁻¹)	3.5 $\pm$ 2.8	21.0 $\pm$ 9.7	4.3 $\pm$ 2.5	10.6 $\pm$ 4.6
Temperature (°C)	2.8 $\pm$ 1.8	4.5 $\pm$ 1.7	2.8 $\pm$ 2	2.9 $\pm$ 1.9
pH	6.7 $\pm$ 0.4	6.3 $\pm$ 0.3	6.6 $\pm$ 0.3	6.6 $\pm$ 0.4
Conductivity (μ S.cm ⁻¹)	225.5 $\pm$ 107.2	143.4 $\pm$ 23.8	175.3 $\pm$ 86.1	368.8 $\pm$ 161.9
Turbidity (NTU)	44.3 $\pm$ 22.5	54.8 $\pm$ 11.3	90.8 $\pm$ 43.8	64.3 $\pm$ 30.6
O ₂ (mg.L ⁻¹)	12,0 $\pm$ 1,1	10,5 $\pm$ 1,1	10,2 $\pm$ 1,2	11,2 $\pm$ 2,6
RedOx (mV)	268,0 $\pm$ 39,2	277,1 $\pm$ 40,1	249,0 $\pm$ 57,9	260,1 $\pm$ 57,9
Nitrates (mg.L ⁻¹)	1.55 $\pm$ 0.25	1.41 $\pm$ 0.22	1.50 $\pm$ 0.40	1.43 $\pm$ 0.21
Orthophosphates (mg.L ⁻¹)	0.03 $\pm$ 0.00	0.02 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.00	0.02 $\pm$ 0.01
NH ₄ ⁺ (mg.L ⁻¹)	0.08 $\pm$ 0.02	0.09 $\pm$ 0.02	0.10 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.03
NO ₂ ⁻ (mg.L ⁻¹)	0.01 $\pm$ 0.00	0.01 $\pm$ 0.00	0.01 $\pm$ 0.00	0.01 $\pm$ 0.00
Dominant riparian vegetation	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus</i> <i>betulus</i> , <i>Quercus</i> <i>sp</i>	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i>	<i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus sp</i>	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus sp</i>

The fishpond area was 4.7 ha. It was created during the middle age and it is extensively managed for fish polyculture (mainly *Cyprinus carpio*, *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis* and *Esox lucius*). Management operation includes three year cycle production with three steps. The first corresponds to filling of the pond, due to water inputs from small tributaries and precipitations.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

The second step corresponds to a pseudo-balance phase during which fish are stocked and grow in fishponds (3 years for this fishpond), without any voluntary input (food or chemical products). Finally, during the third and last step, ponds are emptying to allow fish harvest. Our study was conducted during the second step, two years after the last draining.

3.2 Sample collection and processing

Due to the dry periods recorded in three of the four sites during the summer season (*i.e.* UF, UR, DR), invertebrate taxa were expected to exhibit annual cycles with both aquatic and terrestrial stages and/or desiccation-resistant stages to survive during the dry periods buried in the streambed sediments. Thus, to have a maximum number of taxa, samples were taken at the end of March 2015. This period corresponds to the end of the macro-invertebrate aquatic stages, before emergencies (in the Great East region). At each site, different habitats were identified and their proportions were evaluated. Then, ten samplings were performed by Surber net (1/20 m² aperture, 500 mm mesh) across the habitats with respect of their proportion in stream in order to have the best representation of the whole structure and composition of the macro-invertebrate communities. In the same time, we collected samples of each potential food resource for the four studied sampling sites. Also, leaf litter (in stream), biofilm (on the gravel, for UF, UR, DR sites and on wood for DF site) and mud were collected. Furthermore, additional food resources recorded in part of all sites were also collected (*i.e.* bryophytes, collected at UF, UR, DR sites and filamentous green algae at DF site). Water samplings were collected at each site at 0.5, 1 and 1.5 month before the invertebrates sampling date, in order to sample fine Suspended Organic Matter (SOM) in the water column. Leaf litter was considered as allochthonous resource, biofilm and bryophytes as autochthonous one, SOM as transferring resource and mud as decaying pooled detritus of organic matter resource.

At the laboratory, macro-invertebrates were identified at the lowest practicable taxonomic level (*i.e.* species, if not genus or family according to invertebrates, Tachet *et al.*, 2010). They are then counted and assigned to a functional feeding group (FFG): scrapers, shredders, collector-gatherers, collector-filterers and predators according to Merritt *et al.* (2008, Table S7). Shredders were divided into insect-shredders (Insecta) and shrimp-shredders (Crustacea) because shrimp-shredders may have a generalist omnivore behavior, feeding on multiple resources (Cogo *et al.*, 2014; Peirera de Castro *et al.*, 2016).

Prior to analysis, molluscs were removed from their shells to avoid contamination from non dietary carbonates (Bunn *et al.*, 1999). Then taxa were dried (48 h at 55 °C), dried biomass and

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

proportion of each taxa in the sampled community (for each site) were measured. Taxa representing at least one percent of the community at one sampling site were used for stable-isotope analysis (SIA). Taxa kept for SIA at a given site (*i.e.* representing at least 1 % of the sampled community) were also kept when we consider other sites even if they were recorded at proportions lower than one in order to compare the isotopic variation of taxa between sites. Concerning predators, all the samples presenting enough materials were also kept for SIA in order to have an overview of the top isotopic signature of the communities. Using this approach, taxa used for SIA represented at least 93.4 % of the whole community when we consider the four studied sites (in biomass). Individual large macro-invertebrates were used independently for SIA; for small ones, they were pooled by family prior to analysis.

Concerning food resources, SOM was recovered by filtering three stream water samples, taken at each sampling site, on Whatman GF/F filter. Leaf litter and bryophytes were rinsed with distilled water. For all food resources care was taken to remove macro-invertebrates or other organic material mix to a given food resource. Prior to analysis, subsamples of each food resource were acidified using the method described by Jacob *et al.* (2005); as effervescence was apparent only for some SOM subsamples (1N HCl), acid washing was performed only for SOM samples. Then, food resources were dried (48 h at 55 °C).

All dried organic samples were ground into fine and homogeneous powder with mixer mill (RETSCH MM400) and stored in Eppendorf tubes until processing. Approximately 0.8-2 mg of dried animal tissue and 2-5 mg of food resources were used for the SIA.

The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of all samples were determined at the INRA Technical Platform for Functional Ecology using an elemental analyser (vario ISOTOPE cube, Elementar, Hanau, Germany) interfaced in line with an isotope ratio mass spectrometer (IsoPrime 100, Isoprime Ltd, Cheadle, UK). Results were expressed in standard delta notation ($\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$), in part per thousand (‰), relative to standard international references (*i.e.* Vienna PeeDeBelemnite (V-PDB) for C and atmospheric air for N), where X is the element under investigation and R is the ratio: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. The analytical precision values of the working standard of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were $\pm 0.05\text{‰}$.

3.3 Data analysis

The total and relative biomass of invertebrate assemblages assigned in their FFGs were graphically presented among the four samplings sites.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

The mean values ($\pm$ SD) of the food resources were used to visually represent the isotopic spatial distribution of the taxa according to their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. Differences of food resources and FFGs among the four sampling sites (*i.e.* UF, DF, UR, DR) were tested using Kruskal-Wallis test (non-normal distribution of the data and important differences in sample sizes). Also, when significant level was reached, Kruskal-Wallis post-hoc tests were applied to identify the different groups.

In the present study, innovative metrics (Isotopic position, divergence and dispersion) proposed in Cucherousset and Villéger (2015) were also used to investigate the trophic structure of macro-invertebrate assemblages between the four sampling sites (and consequently the effect of fishpond presence on stream) on the isotopic functional diversity in regard to the relative biomass of each organism in the community. This approach has both advantages because (i) it takes into account the density (relative biomass in our study) of each taxa in the community assemblage (for each sampling site) and (ii) it is mathematically independent of the sample size of each taxa, that is was not the case with previous metrics developed by Layman *et al.* (2007) and Jackson *et al.* (2011). Those metrics were computed on an isotopic two-dimensional (2-D) standardized space, where each axis was scaled to have the same range (*e.g.* 0–1) for each stable isotope (Figure 31 and 32) (see Cucherousset and Villéger, 2015). In our study, the standardization of the isotopic 2-D space was performed considering the entire invertebrate isotopic signature obtained at the four sampling sites (*i.e.* for a given site, the range of the invertebrates community for a stable isotope may be lower than 1). Those metrics use the position in the stable isotope scaled space (C and N in this study) of the different organisms (mean values and associated standard deviations) represented in the food web and the relative biomass of organisms in the community. The isotopic position metric allows measuring the isotopic center of gravity of the community in the standardized 2-D space based on the relative biomass of each taxa and their positions in the scaled space. The isotopic divergence (*IDiv*) allows measuring the distribution of organisms (in function of their relative biomass) within the border of the convex hull. It ranges between 0 and 1. *IDiv* is minimal when most of the relative biomass of the community (represented by different organisms) is close to the center of gravity of the convex hull. *IDiv* is maximal when a great part of the biomass of the community is located on the edge of the convex hull. The isotopic dispersion (*IDis*) allows measuring the weighted-mean distance to the center of gravity of all organisms (in function of the relative biomass of each organism in the community). It ranges between 0 and 1. *IDis* is minimal when all the organisms have close isotopic position and it is maximal when most of the relative biomass of the community is far from its centre of gravity.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

Then, indice of similarity were used to investigate the effect of fishpond on the trophic niches of macro-invertebrate assemblages as also proposed in Cucherousset and Villéger (2015). Convex hulls allow integration of organisms positioned at the edge of UF, DF, UR or DR isotopic niches in the scaled isotopic space. The indice of similarity allows comparing the community between two given sites (calculations were performed six times in order to compare all the combinations; UF-DF, UF-UR, UF-DR, DF-UR, DF-DR and UD-DR). It represents the ratio between the niche volume shared and the volume of the union of the two convex hulls. It ranges between 0 and 1. The value 'zero' indicates no overlap between both trophic niches and the value 'one' indicates a perfect overlap. A complete description of these different indices and metrics is given by Cucherousset and Villéger (2015).

We used Bayesian stable isotope mixing models (Parnell *et al.*, 2010) to calculate the contribution of the food resources for the consumer FFGs. This analysis was used to finally assess the fishpond effect on stream trophic pathway. As the goal of this analyze was to investigate the effect of fishpond on stream trophic pathway, mixing models were performed with stream food resources for all consumers (predators included). In the partition analysis, the food resources of sites were considered separately to determine the contribution of each resource for the consumer FFGs. As mixing models may give erroneous results when isotope ratios of food resources overlap and/or when isotopic signature of consumers fall outside the range of sources (Fry 2013; Brett, 2014), we have chosen to pooled close food resources and to remove incredible food resources before analysis. Consequently, algae and biofilm food resources were pooled for DF site; because of the high $\delta^{15}\text{N}$ values of copepods in comparison to consumer signatures ($\delta^{15}\text{N}$ of 7.1-8‰ on average, Table 10), copepods were removed; also, due to the low $\delta^{13}\text{C}$ values recorded for the bryophytes in comparison to the consumers FFGs signatures (except for scrapers) and to be homogenous in number of food resources with DF site, bryophytes were not considered in the mixing model for the diet reconstructions of collectors, shredders and predators. The fractionation values used in the mixing model were $0.3 \pm 2.0\text{‰}$ for C and $2.5 \pm 2.2\text{‰}$ for N (mean ($\pm$ SD) values of fractionation recorded for $n = 90$ and $n = 77$ for C and N, respectively; see Caut *et al.*, 2009).

4 Results

4.1 Differences in the invertebrate assemblages among sites

Overall, in the 40 Surber samples (4 sampling sites x 10 replicates), 8077 individuals were counted, identified, dried and weighted. The taxa represented more than one percent of the sampled invertebrate community biomass at a sampling site was assigned to a functional feeding group (FFG) and used for isotopic analyses (see table S7). Regardless of the sampling site, among 56 identified taxa, *Gammarus pulex* accounted for more than 55 % of the total biomass whereas *Glyphotaelius*, *Nemoura*, *Asellus* accounted for 15.8 %, 4.2 %, 4.2 %, respectively and *Siphonuridae*, *Ameletidae*, *Stenophylax*, *Oligostomis*, *Hydropsychidae*, *Oligochaeta*, *Chironominae* and *Sphaeridae*, accounted for 1-3 %. All other taxa accounted for less than 1 % of total biomass. Total and relative biomasses of the different FFGs recorded at each measuring station are given in Figure 29. Total biomass recorded at upstream fishpond site (UF) was in the same range of these recorded at both reference sites (UR, DR) with 2.7 vs 1.8 and 2.0 g of dried invertebrate. m⁻² for UF, UR and DR respectively. In contrast, at downstream fishpond site total biomass was almost ten times greater with 20.7 g of dried invertebrate. m⁻² recorded at that site. Concerning relative biomass, invertebrate assemblages were similar between UF, UR and DR. At these three sites, insect -shredders dominated the communities. In contrast, at DF site, communities are dominated by shrimp-shredders.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

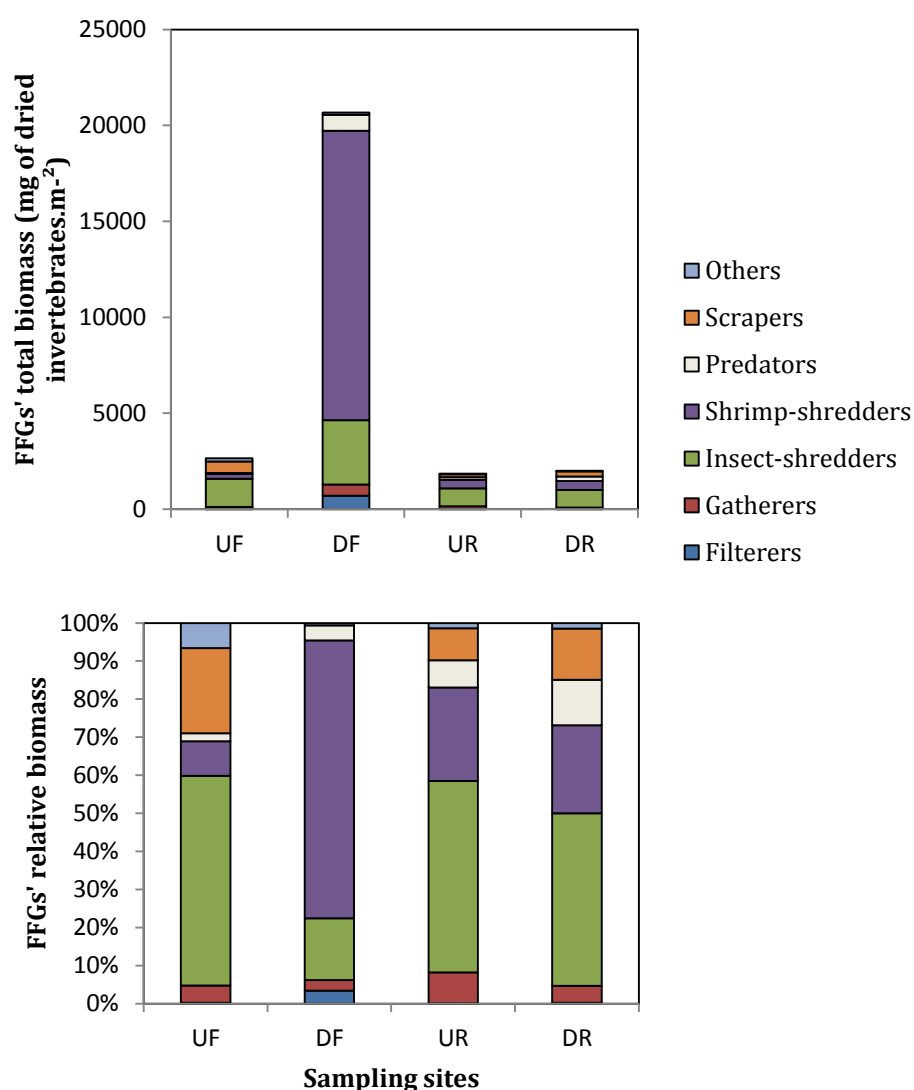


Figure 29. Total biomass (a) and relative biomass (b) per identified trophic groups for each sampling site. Others correspond to pooled taxa for which each taxa represented alone less than one percent of the whole community at a given sampling site. All the taxa in the “other” group were not considered in the subsequent analyses. UF=Upstream Fishpond site; DF=Downstream Fishpond site; UR=Upstream Reference site; DR=Downstream Reference site.

4.2 Differences in the isotopic signatures of resources and consumers among sites

The isotopic signature of the studied food resources varied widely within and among the studied streams (Figure 30a, Table 10). The lower $\delta^{13}\text{C}$ were recorded for bryophytes and biofilms (*i.e.* autochthonous) resource. The highest $\delta^{13}\text{C}$ were recorded for mud and SOM food resource. As

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

underlined by our results, UF site and both reference sites (UR and DR) had similar resources signatures. In contrast, at DF site, resources appeared to be more or less ^{13}C -depleted in comparison to all other sites (Figure 30a; Table 10). At this site, autochthonous biofilm/algae were in average 8.7‰ ^{13}C -depleted (*i.e.* $\delta^{13}\text{C} = -39.4\text{‰}$) in comparison to the 3 other sites. Kruskal-Wallis test showed significant $\delta^{13}\text{C}$ differences with all other sites ($p = 0.01$; Table 10). $\delta^{13}\text{C}$ of SOM were also in average 4.7‰ lower at this site (DF) in comparison to all other sites and Kruskal-Wallis test results were near to the fixed significant level ($p = 0.06$). Due to the low number of samples measured for copepods, no statistical analysis were performed, but samples were in average 10.2‰ ^{13}C -depleted at this site (DF) in comparison to the downstream reference site (DR).

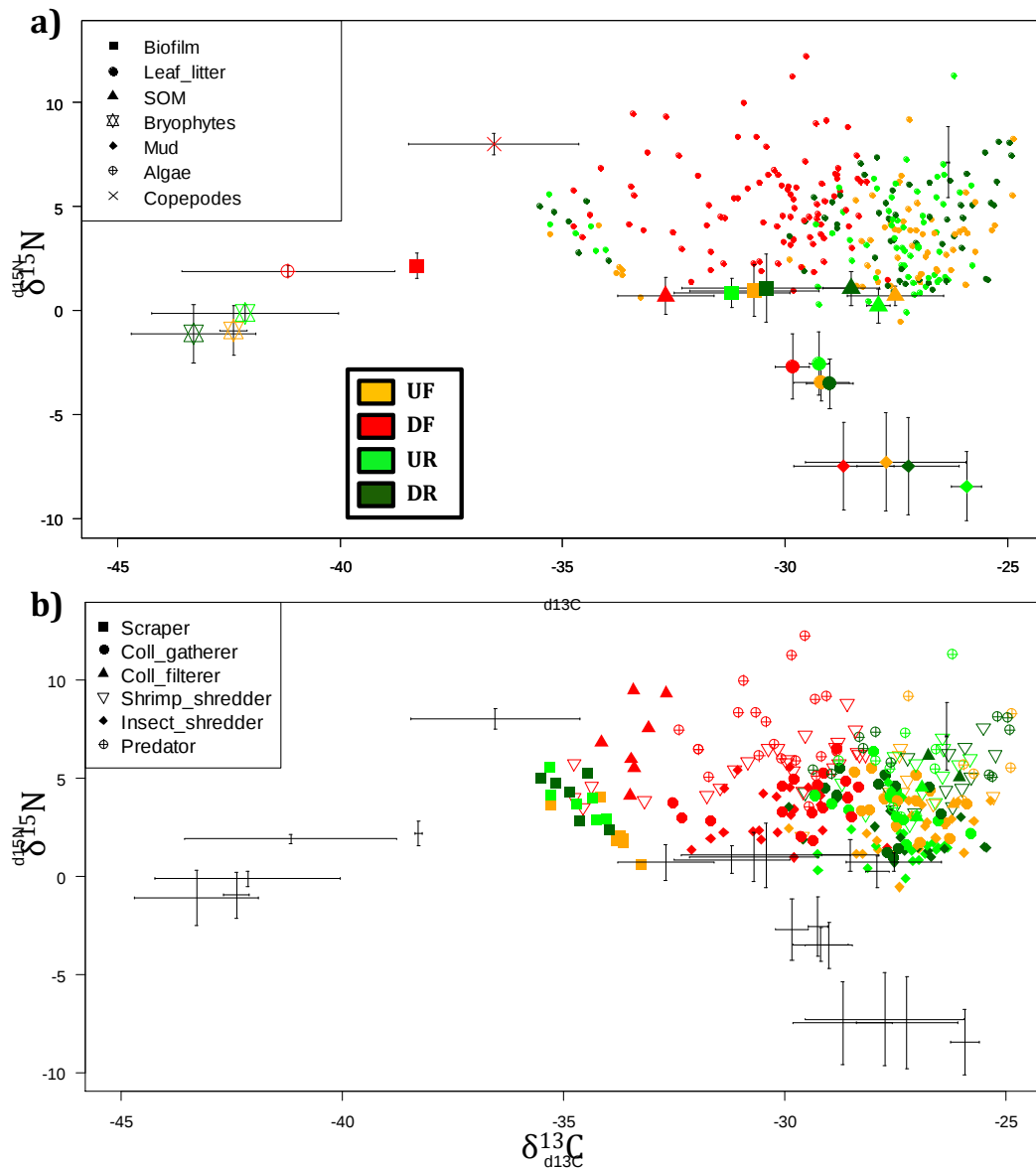


Figure 30. Representation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of food resources (mean $\pm$ SD) and invertebrate communities (a) and the invertebrate functional feeding groups (b) in the four sampling sites (orange=upstream fishpond=UF; red=downstream fishpond=DF; green=upstream reference=UR; dark green=downstream reference=DR).

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

Overall, concerning $\delta^{15}\text{N}$, the lower values were recorded for the mud and the highest values were recorded for the copepods. Our results did not show significant differences across sites for this isotopic ratio.

The macro-invertebrates also exhibited wide variations in isotopic composition among the study sites and the functional feeding groups (Figure 30b; Figure S2; Table 10). Globally, the isotopic signature of the whole macro-invertebrate samples appeared to be ^{13}C -depleted of around 2.5‰ at DF site in comparison to the three other sites and slightly ^{15}N -enriched in comparison to these sites. However, we should note that the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values were recorded for the scrapers which were absent at DF site. The highest $\delta^{13}\text{C}$ values were recorded for different FFGs depending on the considered sampling site (*i.e.* on average: predators, gatherers for UF and DF or filterers for both reference sites). Concerning $\delta^{15}\text{N}$, the lowest values were recorded for the insect-shredders (on average) while the highest values were recorded for the predators (on average) at the four sampling sites. As for the food resources, UF site and both reference sites recorded similar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic composition among all the FFGs (no significant differences were shown with the post-hoc tests). In contrast, significant ^{13}C -depleted values were shown for the gatherers, the shredders (shrimps and insects), and the predators when we consider DF. Even if no statistical analysis was performed on the filterers (due to the low number/absence of replicates in several sites), they also recorded important ^{13}C -depleted values at DF site in comparison to the three other sites. Concerning $\delta^{15}\text{N}$ results were more variables among and between sites and generally did not allow us to identify significant difference among sites except for the insect-shredders for which we found significant higher values at DF site in comparison to both reference sites.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

Table 10. Mean (Sd) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotope ratios of the macroinvertebrate functional feeding groups among the different sampling sites. Different letters indicate statistical differences between sites.

				Impacted stream		Reference stream	
				Upstream fishpond (UF)	Downstream fishpond (DF)	Upstream reference (UR)	Downstream reference (DR)
<i>p value</i>							
Food resources	Biofilm- algae	<i>n</i>		4	5	4	5
		δ13C (SD)	0.01	-30.7 (1.5) ^a	-39.4 (-39.4) ^b	-31.2 (1.3) ^a	-30.4 (1.9) ^a
		δ15N (SD)	0.19	0.9 (1.3)	2.0 (2)	0.8 (0.7)	1.1 (1.6)
	Bryophytes	<i>n</i>		3	-	3	3
		δ13C (SD)	0.49	-42.4 (0.3)	-	-42.1 (2.1)	-43.3 (1.4)
		δ15N (SD)	0.59	-1.0 (1.2)	-	-0.1 (0.4)	-1.1 (1.4)
	Litter	<i>n</i>		4	4	3	4
		δ13C (SD)	0.14	-29.2 (0.6)	-29.83 (0.4)	-29.2 (0.2)	-29.0 (0.5)
		δ15N (SD)	0.52	-3.5 (0.9)	-2.7 (1.6)	-2.5 (1.5)	-3.5 (1.2)
	Suspended organic matter	<i>n</i>		3	3	3	3
		δ13C (SD)	0.06	-27.5 (1.1)	-32.68 (1.1)	-27.9 (0.3)	-28.51 (0.6)
		δ15N (SD)	0.52	0.7 (0.5)	0.69 (0.9)	0.22 (0.8)	1.06 (0.8)
	Mud	<i>n</i>		4	6	3	3
		δ13C (SD)	0.07	-27.7 (1.8)	-28.7 (1.1)	-25.9 (0.3)	-27.23 (1.1)
		δ15N (SD)	0.92	-7.3 (2.4)	-7.5 (2.1)	-8.4 (1.7)	-7.47 (2.4)
Copepods	<i>n</i>		-	2	-	2	
	δ13C (SD)	-	-	-36.5 (1.9)	-	-26.3 (0)	
	δ15N (SD)	-	-	8.0 (0.5)	-	7.1 (1.7)	
Invertebrate functional feeding groups	Whole sampled community	<i>n</i>		62	92	63	59
		δ13C (SD)	<2.2*10 ⁻¹⁶	-27.8 (2.4) ^a	-30.4 (1.7) ^b	-28.0 (2.3) ^a	-27.9 (2.7) ^a
		δ15N (SD)	3.03*10 ⁻⁷	3.3 (1.8) ^a	5.2 (1.7) ^b	3.6 (2.1) ^a	4.2 (2) ^{ab}
	Scrapers	<i>n</i>		7	-	6	6
		δ13C (SD)	0.03	-33.9 (0.7)	-	-34.6 (0.5)	-34.8 (0.5)
		δ15N (SD)	0.02	2.2 (1.2)	-	3.9 (1)	4.1 (1.2)
	Coll- gatherer	<i>n</i>		14	17	11	11
		δ13C (SD)	2.08*10 ⁻⁶	-27.3 (0.8) ^a	-29.7 (1.3) ^b	-27.6 (1) ^a	-27.8 (0.8) ^a
		δ15N (SD)	0.8	3.6 (1.2)	3.9 (1.2)	3.5 (1.3)	3.6 (1.7)
	Coll-filterer	<i>n</i>		1	7	2	2
		δ13C (SD)	-	-26.2	-33.4 (0.4)	-26.9 (0.1)	-26.4 (0.5)
		δ15N (SD)	-	3.7	7 (2)	3.8 (1.1)	5.6 (0.8)
	Shrimp- shredder	<i>n</i>		9	25	12	13
		δ13C (SD)	1.68*10 ⁻⁸	-27.3 (1.1) ^a	-30.5 (2.2) ^b	-26.9 (0.8) ^a	-26.6 (1.2) ^a
		δ15N (SD)	0.12	4.4 (1.3)	5.7 (1.2)	5.0 (1.4)	5.0 (1.4)
	Insect- shredder	<i>n</i>		25	23	21	15
		δ13C (SD)	2.01*10 ⁻⁹	-27.1 (1) ^a	-30.1 (1) ^b	-27.4 (0.8) ^a	-27.3 (1.3) ^a
		δ15N (SD)	1*10 ⁻³	2.2 (1.1) ^{ab}	3.2 (1.3) ^b	1.7 (1.3) ^a	2 (1) ^a
Predator	<i>n</i>		6	20	10	11	
	δ13C (SD)	0.03	-25.8 (0.9) ^a	-30.3 (1.1) ^b	-27.3 (0.8) ^a	-26.9 (1.8) ^a	
	δ15N (SD)	0.16	6.3 (2)	7.4 (2.2)	5.7 (2.4)	6.5 (1.2)	

4.3 Variation of isotopic diversity and isotopic trophic niches of the macro-invertebrate communities among sites

Variations in the isotopic diversity of the macro-invertebrate communities among the four sampling sites were investigated by isotopic position, divergence (*IDiv*) and dispersion (*IDis*) of taxa biomass-dependant metrics (Figure 31). Globally, DF site broke away from all the other sites. At this site, isotopic position was on average 16% (± 3) ^{13}C -depleted and 25% (± 6) ^{15}N -enriched in comparison to the three other sites. Also, at this site, *IDiv* and *IDis* metrics were 1.6 (± 0.1) and 1.3 (± 0.1) times lower than at the three other sites, respectively.

Isotopic trophic niches variations among the four sampling sites were investigated by the comparison of the isotopic similarity indices obtained for each combination of sites. Results showed low differences with UF, UR and DR combinations while they showed marked differences for all combinations including DF site (Figure 32). Isotopic similarity indices were ranged between 60% and 70% for the three combinations without DF site. In contrast when this site was considered, isotopic similarity with other sites was lower than 25% indicating great difference of the isotopic trophic niche of this site in comparison to the three others.

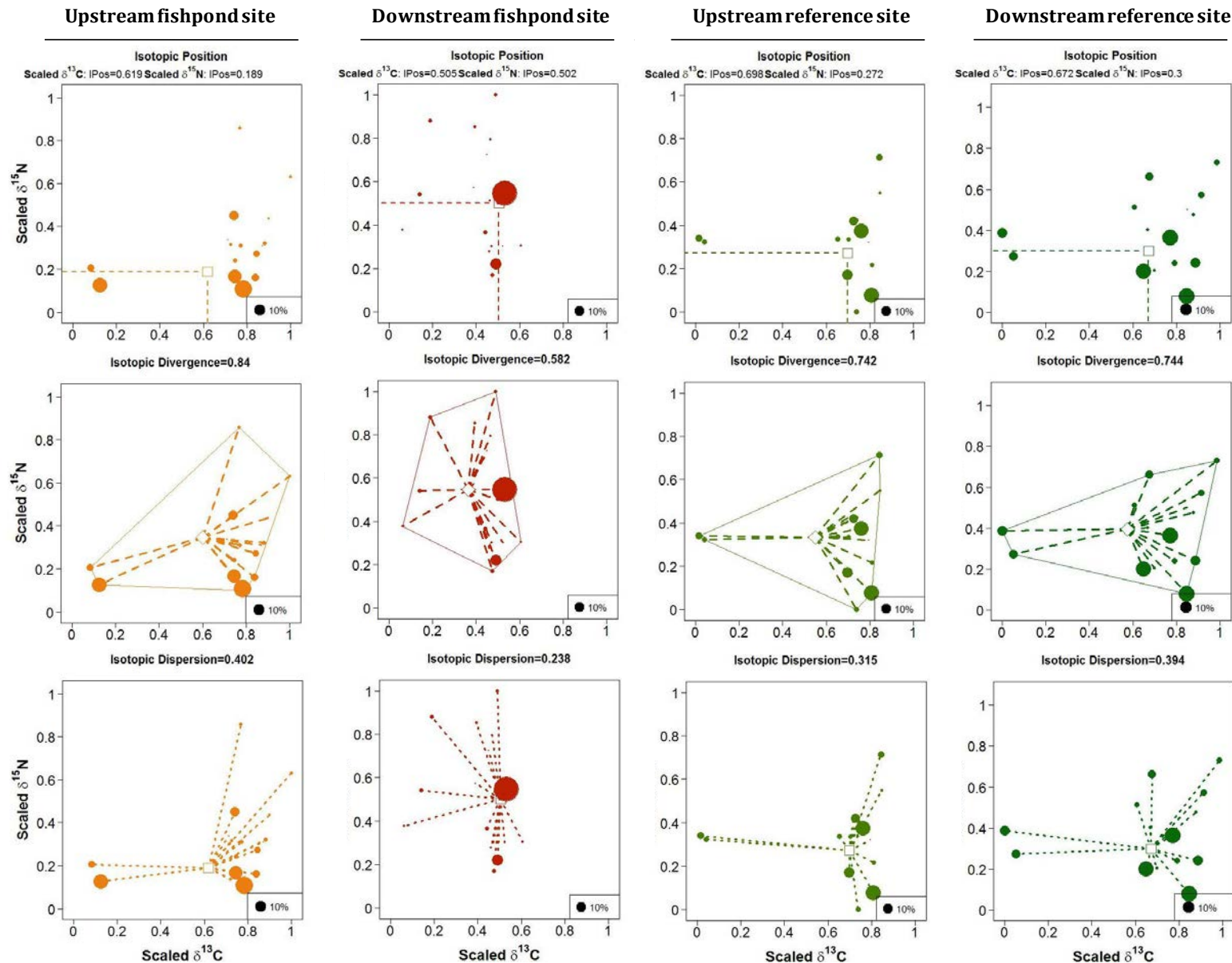


Figure 31. Stable isotope values of the invertebrate taxa at upstream fishpond site, downstream fishpond site, upstream reference site, downstream reference site (in orange, red, light green, dark green, respectively) in a scaled two-dimensional isotopic space ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) based on the whole community at the four sites and illustration of the isotopic diversity metrics. (a) isotopic position measures the biomass-weighted isotopic position of the macro-invertebrate community at each sampling site, (b) isotopic divergence measures the distribution of biomass-taxa importance within the border of the convex hull (colored polygon), (c) isotopic dispersion is the biomass weighted-mean distance to the center of gravity of all taxa at 133 each site.

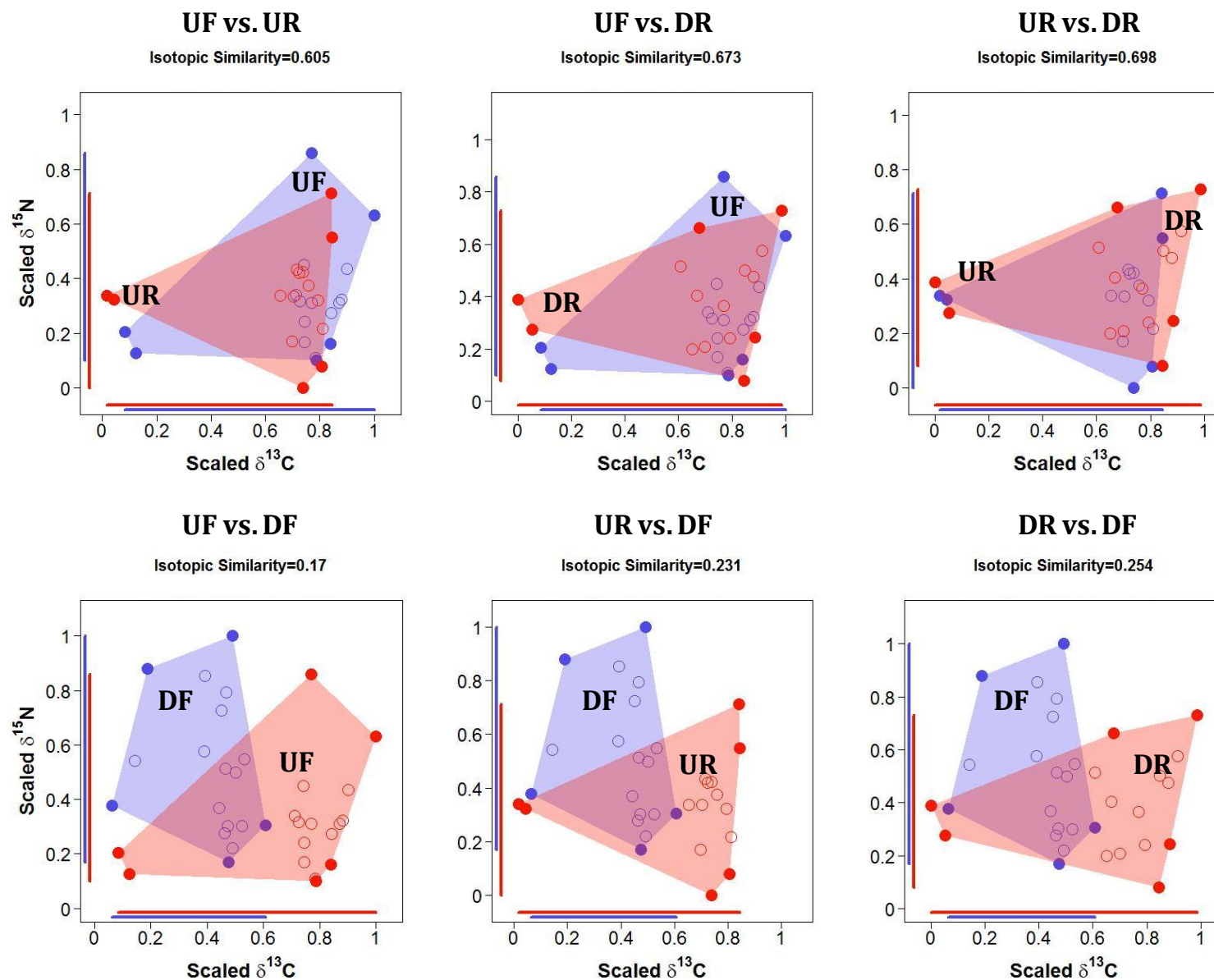


Figure 32. Multiple isotopic overlap combinations and associated similarity indices between the invertebrate communities of two sites (red and blue) in a scaled two-dimensional isotopic space ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). UF=Upstream Fishpond site; DF=Downstream Fishpond site; UR=Upstream Reference site; DR=Downstream Reference site.

4.4 Variations in resources use by macroinvertebrate functional feeding groups among sites

Variations of the food resources, consumers and community metric values were very low between the upstream fishpond site and both reference sites (Figure 30; Figure S2; Figure 31; Figure 32; Table 10). As a result, to simplify the interpretation we pooled the data from these three sites before the application of the mixing models (Figure 33). Consequently, only two groups were presented in this part (*i.e.* downstream fishpond site (noted DF) and pooled sites (noted PS)).

At PS, scrapers assimilated better bryophytes (40% of their diet), biofilms and SOM than leaf litter or mud (Figure 33; Table S8).

Bryophytes had very low $\delta^{13}\text{C}$ values in comparison to the other FFGs at PS (*i.e.* gatherers, filterers, shredders and predators). Taking into account all collected food sources, mixing models indicated that bryophytes represented less than 5% of the diet for all these FFGs at PS. Also, because this food resource was absent at DF, we choose to remove it from the mixing models. Consequently, for these FFGs, mixing models were performed with similar food resources between the two groups (PS and DF). Results were presented in Figure 33 and Table S8. Overall, mud appeared to be a low assimilated resource (2-16% of the diets of all macro-invertebrates) regardless of the considered group. There were more variations in the proportion food resource assimilated by the FFGs for biofilm, leaf litter and SOM, depending on the FFGs and the study group considered. Regardless of the FFGs, leaf litter was on average better assimilated at DF than at PS (38 vs. 10% of the diets, respectively); in contrast, SOM was on average lower assimilated at DF than at PS (40 vs. 66% of the diets, respectively); and, similar values were recorded for biofilm and mud in both groups (19 vs 16% and 5 vs. 5% of the diets, at PS and DF, respectively).

At DF, based on 95% credibility limits given by the model (provided in table S8), gatherers, shrimp-shredders, insect-shredders assimilated more leaf litter than their homologous FFGs at PS (predators also, were not so far from these results). In contrast, at DF, shrimp-shredders and insect-shredders showed on average two times lower assimilations of SOM and differences were almost significant.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

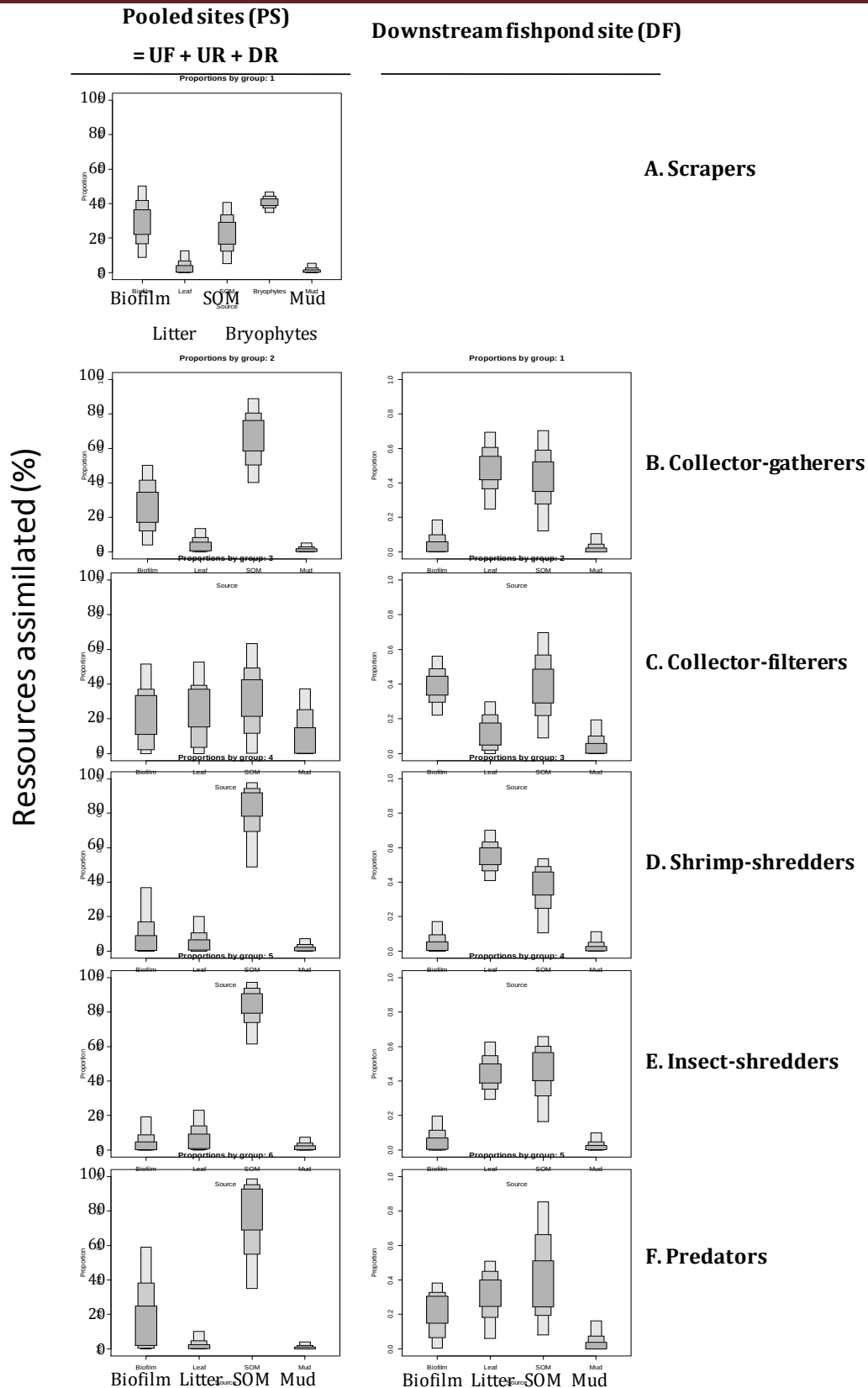


Figure 33. Relative contribution of the different food resources sampled to each functional feeding group [(A) scrapers, (B) collector-gatherers, (C) collector-filterers, (D) shrimp-shredders, (E) insect-shredder and (F) predators] at pooled “similar” sites (i.e. pooled data from upstream fishpond site and both reference sites) (left panel) and at downstream fishpond site (right panel). SOM=Suspended organic matter.

5 Discussion

Stable isotopes of C and N through analytical techniques, such as isotopic diversity metrics and mixing model approach, were used to examine how the fishponds affect the (i) organic matter resources available for benthic macroinvertebrates, (ii) their assimilation by the different FFGs of the communities and finally (iii) the effect of fishponds on the trophic dynamics in forested headwater streams.

Overall, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values recorded by the source were in the range of the values recorded in other studies (*e.g.* Peterson and Fry, 1987; Finlay, 2004; Hayden *et al.*, 2016).

Our first hypothesis, suggesting modifications of the food resources downstream the fishpond, was corroborated by the data. Isotope ratios of a part of available food sources varied downstream the fishpond. That was especially the case for the autotrophic sources (*i.e.* pooled biofilm and algae), for the transferring matter (*i.e.* SOM) and for the copepods that were mainly ^{13}C -depleted relative to the three other sites (*i.e.* UF, UR and DR) (Table 10, Figure 30). By comparison, the isotopic variation in leaf litter and mud among the four sites was smaller. Our results concerning transferring matter and copepods at downstream fishpond site suggested that OM coming from the pond is different from these in the three other sites. In UF, UR and DR, due to the isotopic signature in ^{13}C of the SOM in comparison to the leaf litter ones, we could suggest that this resource was mainly derived from decaying allochthonous materials. The increase of the $\delta^{15}\text{N}$ values recorded for SOM compared to leaf litter could be due to higher density fungi and bacteria that may explain the higher trophic level of this OM (Costantini *et al.*, 2014). In contrast, as suggested by the isotopic signature of plankton recorded in the fishpond (on average -33.9‰ and 3.6‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively; *unpublished data*) and those of the SOM from the downstream fishpond site, we could suggest substantial contribution from autochthonous OM production in fishponds to the SOM at the downstream fishpond site. Also, two mechanisms could explain the depletion in ^{13}C observed for the biofilm-algae at the downstream fishponds. First, biofilm are known to contain bacteria, fungi and detritus that may come from transferring matter that could explain variation of isotopic signature with the proportion of allochthonous vs. autochthonous OM in the system (Rasmussen, 2010). Secondly, we can suggest that addition of labile food resource coming from fishpond enhanced the heterotrophic loop downstream the fishpond. Several authors have already mentioned that this mechanism may cause ^{13}C -depletion in the isotopic signature of the autotrophic biofilm and algae due to an increase of the proportion of mineralized dissolved inorganic carbon (DIC) relative to the atmospheric DIC in the system (McCarthy *et al.*, 1984; Perga, 2004; Finlay and Kendall, 2007; Fry, 2008).

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

Our second hypothesis was related to a shift in the assimilated resource by the macro-invertebrate communities in the impacted stream due to labile organic matter addition and/or migration of invertebrates from the fishpond. Due to similar results for all the FFGs' isotopic signatures and also all the investigated metrics at the upstream fishpond site with both reference sites, we may suggest a limited effect of the fishponds on the macroinvertebrate communities at the upstream tributaries in impacted streams. In contrast, all the macro-invertebrate trophic groups taken individually had lower $\delta^{13}\text{C}$ values at the downstream fishpond site compared to all other sites suggesting a modification of their isotopic niches downstream the fishpond. This result was in line with the food resource ^{13}C depletion recorded downstream the fishpond suggesting a substantial assimilation of OM coming from the fishpond by the macro-invertebrate communities.

Also, the lower values of *IDiv* and *IDisp* recorded at the downstream site from the fishpond could indicate a simplification of the macroinvertebrate assemblages and especially with the loss of specific taxa and/or an increase in the relative abundance of few taxa (Cucherousset and Villéger, 2015). This result was confirmed by the loss of one trophic guild (*i.e.* scrapers) and by the large domination of Gammaridae in relative abundance at the downstream fishpond site. Furthermore, when we consider the mixing model results obtained among the different FFGs, we observed important differences between pooled sites (*i.e.* UF, UR, DR) and the downstream fishpond site (DF). Our results indicated that in the *a priori* categorized FFGs, *i.e.* gatherers, shrimp- and insect-shredders, and predators had more generalist feeding habits downstream the fishpond (Figure 32; Table S8). At pooled sites the basal trophic food webs were mainly supported firstly by SOM (or bryophytes for scrapers) and secondly by biofilm. In this group, low contribution of leaf litter to the assimilated resources was shown even and especially for shredders. This result could suggest that due to the low nutritional value of leaf litter (Brett, 2009), macro-invertebrates need to consume other better quality resource (with higher nutrient and energetic contents) to assess their nutritional requirements (Nelson, 2011; Danger *et al.*, 2013). In contrast, at the downstream fishpond site, the basal trophic food webs were supported by both leaf litter and SOM (except for collector-filterers). The difference of assimilated resources between both groups could be explained by an energetic modification of the food resources with the addition of labile and nutrient rich food resource coming from the fishpond at the downstream fishpond site (Banas and Masson, 2003). We may suggest that downstream the fishpond macro-invertebrates could better assimilated low-quality food (*i.e.* leaf litter) due to energetic and nutrient compensations by the autochthonous OM matter produced into the fishpond. However, this modification of the OM quality was not investigated in this study.

CHAPITRE III : EFFET DE L'ÉTANG SUR LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COURS D'EAU

Our third hypothesis predicted that fishpond could cause substantial modifications of the trophic dynamics in headwater stream. Also, changes in resources availability, taxa densities, assemblages and diets above discussed for the downstream fishpond site, corroborate this hypothesis. The modification of the trophic dynamics in downstream streams hampered by fishponds should especially through when we take into account the total biomass and the relative biomass difference recorded for the invertebrate communities. In fact, another noteworthy result was the greater total invertebrate community biomass which was mainly due to the high abundance of Gammaridae downstream the fishpond compared to all other sites. Gammaridae are known to exhibit generalist and omnivore behavior (Rosemond *et al.*, 1998; Cogo *et al.*, 2014) and consequently to have the capacity to feed and grow well on different and alternative food resources (Merritt and Cummins, 1996). Also, we may suggest that in this environment, due to their omnivore behavior and the complementarities between allochthonous OM (*i.e.* leaf litter) and autochthonous OM produced in the fishpond (in terms of density and quality) this taxa could be largely favored explaining their densities. Finally, this result suggests that fishpond should indirectly enhance the leaf litter breakdown in stream and consequently the integration of allochthonous resources into the food webs.

6 Acknowledgement

The authors gratefully acknowledge the financial support for this project by the 'Agence de l'Eau Rhin-Meuse' and the 'Zone Atelier Moselle'. We sincerely thank E. Arce, P. Chaud, R. B. Le Carrer and Y. Namokel for their field and laboratory work, as well as the fish farmer, the 'Office National des Forêts' for providing us with access permits for sampling. We are also extremely grateful to the INRA of Champenoux for allowing us to use the laboratories facilities and to make the stable isotope analysis at PTEF OC 081 from the UMR 1137 and UR 1138. The PTEF facility is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

SYNTHÈSE, LIMITES ET PERSPECTIVES

1 Rappel des objectifs de la thèse

L'ambition de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000/60/CE) est de conserver ou retrouver pour l'ensemble des milieux aquatiques un 'bon état écologique', c'est-à-dire un état proche de celui dans lesquels les hydrosystèmes devraient être si l'Homme ne les avait pas perturbé. En conséquence, la question des impacts de divers ouvrages (tels les barrages ou les seuils) est aujourd'hui très présente dans les réflexions sur le retour au bon état écologique des masses d'eau. L'effacement de ces ouvrages est une solution souvent proposée. Ce choix, s'il permet de rétablir un continuum amont-aval, peut potentiellement avoir des conséquences insoupçonnées sur la qualité de l'eau ou sur les communautés en place dans le cours d'eau car nous ne disposons à ce jour que de peu d'informations sur l'impact de ces ouvrages sur ces paramètres. Il s'avère que dans un contexte de perturbations multiples des cours d'eau (CE) en lien avec les activités humaines sur les bassins versants (BV), les barrages (et en l'occurrence dans notre cas les étangs) pourraient avoir des rôles de régulation notamment dans la rétention et la transformation des pollutions chimiques et organiques issues du BV (Banas, 2001 ; Passy et al., 2012 ; Aubin *et al.*, 2014 ; Gaillard *et al.*, 2016 a et b). Ainsi, la recherche de ce bon état écologique nécessite donc de comprendre l'effet des étangs de barrage sur le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin de manière globale, avant de prendre des décisions de gestion ou d'effacement.

Naturellement, les réseaux trophiques basaux des CE de tête de bassin ont un fonctionnement dépendant très majoritairement des ressources détritiques en provenance du bassin versant (Fisher et Likens, 1973 ; Cummins *et al.*, 1989 ; Tank *et al.*, 2010). La présence d'un étang piscicole sur le continuum du CE est susceptible de modifier la nature et la quantité des ressources énergétiques à disposition des réseaux trophiques de ces CE parce que d'une part l'étang est une source de matière organique autochtone riche et labile (Banas et Masson, 2003) et que d'autre part il modifie la physico-chimie de l'eau (Touchart et Bartout, 2010).

En conséquence, à la genèse de ce travail, nous avançons l'hypothèse que l'étang pouvait entraîner une modification du fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin. L'objectif de la thèse était d'appréhender l'effet de l'étang sur le compartiment biotique (structure et fonction des communautés) des CE de tête de BV et de comprendre les implications fonctionnelles que celui-ci pouvait engendrer sur la dynamique trophique du système.

Ainsi, pour répondre à cet objectif, il nous a semblé pertinent de construire une démarche scientifique basée, d'une part, sur l'étude d'un processus central du fonctionnement des CE de

tête de BV qu'est la décomposition des litières, puis d'autre part sur l'étude des réseaux trophiques. *In fine* cette démarche nous a permis d'apporter des réponses quant aux effets des étangs sur les compartiments abiotique et biotique mais également sur le fonctionnement biologique des CE de tête de bassin.

2 Effets des étangs sur le fonctionnement écologique de cours d'eau de tête de bassin

Avant de discuter des résultats majeurs obtenus, il est important de rappeler que l'ensemble des études de terrain réalisées durant cette thèse l'ont été durant la phase de production du cycle de gestion piscicole et plus particulièrement au cours des périodes hivernales et printanières. Cela implique que les CE étaient toujours en eau (et cela depuis plusieurs mois) au moment des expérimentations *in situ*, même s'ils ont un fonctionnement intermittent avec une phase d'assez estivale.

2.1 Effets de l'étang sur le compartiment abiotique

Les facteurs abiotiques décrits dans la littérature (*cf.* état de l'art) comme étant d'une importance majeure pour appréhender le fonctionnement des cours d'eau (sous l'effet de perturbations anthropiques ou non) ont été évalués aux travers de cette étude afin de détecter les éventuels **effets de l'étang** sur ce compartiment.

Un premier constat est que l'étang agit sur la température de l'eau. Les résultats obtenus sur l'ensemble des trois études (chap. I, II et III) ont montré une **augmentation de la température (environ 1-1,5°C) à l'aval de l'étang** (excepté en milieu agricole où cette élévation était moins nette ; Chap. I). L'augmentation des températures de l'eau à l'aval d'ouvrages a déjà été montrée dans d'autres études traitant des effets des systèmes lenticques et notamment des étangs (p. ex. Touchart et Bartout, 2010). Pour les CE inscrits en milieu agricole, les températures de l'eau en amont des étangs sont en moyenne plus élevées que sur les CE forestiers. Il est probable que le manque d'ombrage sur ces CE en zone agricole explique le réchauffement de l'eau dès l'amont.

Nous montrons également que l'étang peut parfois influencer les concentrations en nutriments le long d'un gradient amont/aval du système lotique sur lequel il s'inscrit. En effet, nous avons observé dans certains cas **jusqu'à sept fois moins de nitrates et jusqu'à deux fois moins d'orthophosphates à l'aval de l'étang**, et ce en fonction des concentrations en nutriments dans le CE amont. En effet, la diminution des concentrations en nutriments et notamment en nitrates s'est avérée d'autant plus marquée que les concentrations étaient élevées dans le CE en amont.

Banas et Masson (2003) ou encore Passy *et al.* (2012) avaient déjà souligné de telles diminutions de concentrations en nutriments entre les tributaires et les cours d'eau récepteurs. Cette tendance peut s'expliquer par divers processus tels que la dénitrification, l'assimilation par les organismes autotrophes, ou encore l'immobilisation de ces nutriments au niveau des sédiments de l'étang. Ceci tend à confirmer le rôle des étangs pour leur service de régulation dans la dynamique des nutriments mise en avant par Aubin *et al.* (2014). De plus, la production primaire étant favorisée par un rayonnement solaire accru (von Einem et Graneli, 2010) et des températures plus élevées, ces éléments pourraient également expliquer les abattements plus importants observés en milieu agricole.

Les autres **paramètres physico-chimiques suivis (conductivité, pH, turbidité, oxygène dissous) ne révèlent pas de tendance amont/aval claire** en lien avec la présence d'un étang. Une des explications pourrait résider dans la saison à laquelle les expériences ont été conduites. Cette période de hautes eaux accompagnée de températures basses n'étant pas une période favorable à la production autochtone (Nöges *et al.*, 2010), cela pourrait expliquer le peu d'effets sur des paramètres comme le pH ou encore l'oxygène dissous qui peuvent fortement être modifiés lors de pics de production autochtone. De la même façon, il n'apparaît pas que l'étang agisse sur **la morphologie** du CE. Ces résultats semblent variables et surtout dépendant du cours d'eau, de la climatologie et de l'étude réalisée. Il est toutefois essentiel de noter que sur **quatre des six étangs** étudiés et ayant un **CE temporaire à l'amont**, le CE devenait **permanent à l'aval** en raison de fuites au niveau des digues et/ou des systèmes de vidange. Ce changement de régime induit par l'étang a des conséquences remarquables, notamment sur le compartiment biotique du milieu récepteur aval. Nous y reviendrons dans la suite de ce chapitre.

Nos résultats soulignent *in fine* **une importante variabilité induite, d'une part, par l'occupation du sol** (Chap. I) sur les bassins versants et d'autre part, par **l'entretien des digues des étangs** (Chap. II) pour comprendre l'effet de l'étang sur le compartiment abiotique des écosystèmes aquatiques. Banas (2001) avait aussi souligné l'importance des mesures de gestion sur les étangs notamment au moment des phases de vidange pour limiter les rejets.

Enfin, les **analyses isotopiques** (chap. III) ont montré une modification des signatures isotopiques de la MO particulaire fine en transfert à l'aval de l'étang. Plus précisément, l'**étang** a tendance à **appauvrir en ^{13}C la MO particulaire fine**. Par ailleurs, des prélèvements et des analyses réalisés en été ont mis en évidence des signatures appauvries en ^{13}C pour le phytoplancton et le zooplancton (résultats non présentés dans cette thèse). L'ajout de plancton à la MO particulaire fine pourrait donc justifier l'appauvrissement en ^{13}C . Par ailleurs, à travers cette étude (chap. III) et également des deux précédentes (Chap. I et II), nous avons pu systématiquement constater la **disparition des bryophytes à l'aval de l'étang**. Ces résultats indiquent donc que l'**étang tend également à modifier la nature des ressources disponibles**

et donc des sources d'énergie du CE en aval de l'étang. De plus, même si nous ne nous sommes pas attachés à déterminer précisément la nature de la matière organique en provenance de l'étang, Banas et Masson (2003) ont pu montrer que celle-ci était enrichie en azote et en phosphore.

2.2 Effets des étangs sur le compartiment biotique

Notre étude a permis de faire ressortir des tendances générales héritées des conditions environnementales et de l'entretien des digues des étangs concernant des modifications de densités (abondance, et/ou biomasse), de diversités taxonomiques et fonctionnelles des communautés étudiées (bactéries, champignons et macro-invertébrés benthiques).

2.2.1 Effets des étangs sur les communautés fongiques et bactériennes

Pour ces communautés, seule la densité (biomasse ou nombre de copies de gènes) a été suivie (Chap. I et II, respectivement). Il semble que le **contexte environnemental ait une importance majeure** quant à **l'effet de l'étang sur les densités de micro-organismes**. En effet, si en **contexte agricole** nous enregistrons une **diminution des densités de champignons** (en moyenne 3,7 fois moins de biomasse fongique à l'aval de l'étang - Chap. I ; bactéries non suivies dans ce contexte), en **contexte forestier**, une **légère augmentation des densités fongiques et bactériennes** est observée (en moyenne 1,1 fois plus de biomasse fongique en aval de l'étang (*n.s.*) – Chap. I ; 1,7 et 1,6 fois plus de copies d'ADN fongique et bactérien, respectivement, à l'aval de l'étang par comparaison à l'amont – Chap. II). Ces différences peuvent s'expliquer par plusieurs mécanismes. Tout d'abord, l'élévation des températures de l'eau (Sridhar et Bärlocher, 1993 ; Ferreira et Chauvet, 2011) et/ou l'augmentation des concentrations en nutriments (Danger *et al.*, 2013 ; Ferreira *et al.*, 2015) sont des facteurs abiotiques connus pour favoriser les communautés de micro-organismes (densités et activités). Ainsi, en milieu forestier, on peut supposer que l'augmentation des températures en aval des étangs soit un facteur favorisant les communautés de micro-organismes. En ce qui concerne le milieu agricole, on peut supposer que c'est la forte diminution des concentrations en nutriments qui a entraîné la diminution des biomasses d'hyphomycètes. Une autre hypothèse pourrait également être avancée pour expliquer ces résultats contrastés. En effet, en milieu agricole, la rupture du continuum par la présence de l'étang pourrait être plus marquée du fait d'un manque de substrats constitués des ressources allochtones le long de l'étang ; cela ne permettrait pas un transfert efficace des conidies de l'amont vers l'aval lorsque le CE est entravé par un étang de barrage (Bärlocher, 2009 ; Thomas *et al.*, 1991). Par opposition, en milieu forestier, les feuilles étant nombreuses

dans l'étang du fait des apports longitudinaux et latéraux, la continuité écologique pour les micro-organismes pourrait être moins dégradée.

En revanche, nous n'avons **pas** observé de **différences notables de densités de micro-organismes en fonction de l'hydrologie des CE à l'aval des étangs**. Ce résultat pourrait en partie s'expliquer par la rapidité des cycles de reproduction, les capacités de dispersion et donc de recolonisation des milieux dont disposent ces organismes (p. ex. pour les hyphomycètes, Barlöcher, 2009) et également par l'adaptation des communautés de micro-organismes de ces écosystèmes aux phases d'assez durant la période estivale (Sabater *et al.*, 2016).

2.2.2 Effets des étangs sur les communautés de macro-invertébrés benthiques

Les travaux réalisés dans cette thèse ont permis de mettre en évidence des effets non négligeables des étangs sur les assemblages de macro-invertébrés benthiques, avec là aussi des effets fortement dépendants du contexte environnemental et de la « gestion » des étangs.

Tout d'abord, concernant **l'abondance (totale) de macro-invertébrés**, nos résultats tendent à montrer une **augmentation à l'aval des étangs** (augmentation moyenne mais non significative de 1,1 fois à l'aval de l'étang - Chap. I ; augmentation significative et indépendante de la distance de l'étang pour l'abondance des déchetueurs de 1,5 à 9,4 fois à l'aval de l'étang - Chap. 2). Cette augmentation de l'abondance s'est également traduite par une **augmentation nette de la biomasse totale** entre l'amont et l'aval des étangs, qui s'est avérée encore plus marquée que l'abondance (biomasse totale par filet grosse maille (GM) en moyenne 1,4 fois supérieure à l'aval de l'étang - Chap. I ; biomasse totale de déchetueurs par filet GM de 3,6 à 17,8 fois supérieure à l'aval de l'étang – Chap. II ; biomasse de la communauté totale par m² en moyenne 7,7 fois plus importante à l'aval de l'étang, Chap. III). Les résultats obtenus pour les densités de macro-invertébrés benthiques sont globalement en désaccord avec la majeure partie des travaux mettant en exergue l'effet des barrages et seuils sur les communautés de macro-invertébrés benthiques (p. ex. Martínez *et al.*, 2013 ; Arroita *et al.*, 2015). Ces études tendent à montrer une diminution des densités de macro-invertébrés qui peuvent être divisées par plus de quatre en aval du barrage au printemps (Arroita *et al.*, 2015). En revanche, les résultats s'accordent plutôt avec les travaux traitant des effets des piscicultures intensives qui ont observé une augmentation des abondances totales de macro-invertébrés de l'ordre de 1,1 à 2,2 fois entre l'aval et l'amont du rejet (Camargo *et al.*, 2011 ; Guilpart, 2013). Une revue récente (Mbaka et Mwaniki, 2016) souligne la variabilité des effets des barrages et seuils sur les assemblages et les densités des communautés de macro-invertébrés benthiques.

Notre première expérimentation montrait des **différences importantes au niveau des compositions taxonomiques et fonctionnelles en fonction de l'occupation des sols** sur les BV ainsi que des réponses différentes à l'aval de l'étang. En **contexte forestier**, une **diminution**

de l'abondance relative des taxons intolérants aux pollutions organiques était observée au profit de taxons tolérants à ces mêmes pollutions, ce qui n'est pas le cas en milieu agricole. Nous expliquons ces résultats par le fait que ces taxons polluo-sensibles sont déjà minoritaires (les plus sensibles d'entre-eux ayant déjà disparu) dans les CE en amont d'étang en milieu agricole et qu'ils sont donc moins affectés par la présence de l'étang. L'approche fondée sur les **groupes fonctionnels** souligne une **modification des biomasses totales et des biomasses relatives en fonction de l'occupation du sol uniquement**. Dans cette étude, l'**effet étang apparaissait minimal et non significatif** pour ces deux dernières métriques sur l'ensemble des étangs suivis. Cela s'explique notamment par des différences assez marquées entre les sites d'études, notamment en milieu forestier. Dans cette étude, il semble que la seule considération des paramètres physico-chimiques de l'eau apparaît comme insuffisante pour appréhender pleinement les effets des étangs sur le biote et *a fortiori* le fonctionnement des hydrosystèmes lotiques.

Ainsi il est nécessaire d'ouvrir plus encore le champ de nos investigations en portant un regard sur les caractéristiques de l'habitat (conditions hydrologiques du milieu à l'aval de l'étang). Par exemple, comme nous l'avons mis en évidence dans le cadre de notre seconde expérimentation, les **différences amont-aval** en termes **de densité, de composition taxonomique et fonctionnelle dépendent fortement des caractéristiques hydrologiques** du cours d'eau à l'aval de l'étang. En effet, même si celle-ci s'est portée uniquement sur le groupe fonctionnel des déchiqueteurs, elle a permis de mettre en évidence des différences nettement plus marquées lorsque le cours d'eau passait d'un régime **temporaire en amont à permanent en aval**. C'est dans ce cas en particulier que nous avons observé les **plus fortes densités** au niveau des communautés de macro-invertébrés benthiques (Chap. II et III). Ces densités étant principalement dues à une **dominance accrue des crustacés** (principalement des Gammaridae) à une **augmentation de la biomasse des Sphaeridae** ainsi qu'à l'**apparition des Hydropsychidae** à l'aval de l'étang. De plus, au niveau des groupes fonctionnels, cela se traduit par une **forte augmentation des abondances et biomasses relatives de déchiqueteurs** (Chap. II et III), par une **augmentation significative des biomasses relatives de filtreurs** et également par la **disparition** d'un groupe fonctionnel que sont les **racleurs** (Chap. III). Si la modification de l'hydrologie semble être un paramètre important, l'impact de l'étang semble ne pas être uniquement lié à cette modification de l'hydrologie et ce pour deux raisons :

- les modifications des groupes fonctionnels des communautés en aval des étangs pour lesquels le cours d'eau conserve un régime temporaire sont tout de même observées, même si elles sont moins marquées que lorsque le cours d'eau passe d'un régime temporaire à permanent ;

- les cours d'eau qualifiés de référence suivis dans les deuxième et troisième études (avec changements ou non de l'hydrologie) ne permettent pas de détecter de telles modifications sur le continuum suivi.

Ce résultat nous pousse donc à suggérer que ce phénomène de modification trophique des communautés est principalement induit par une combinaison d'au moins deux facteurs que sont les apports de MO autochtone et la modification de l'hydrologie induits par la présence de l'étang. De plus, les Gammaridae tout comme les filtreurs (Sphaeriidae et Hydropsychidae) sont connus pour avoir des régimes alimentaires plus généralistes que d'autres groupes de taxons et/ou groupes fonctionnels. Nous pouvons alors supposer que ceux-ci peuvent être **préférentiellement favorisés par la MO riche, labile** et donc particulièrement intéressante, **en provenance de l'étang**. Au vu de la modification des signatures isotopiques des macro-invertébrés benthiques enregistrée à l'aval de l'étang, cette hypothèse a pu être en partie confirmée. Nous reviendrons plus en détail sur les conclusions de cette étude par la suite.

En outre, cet effet de l'étang sur la structure et la composition des communautés étant maintenu sur la station la plus en aval après l'étang (Chap. II), il semblerait que l'effet de l'étang perdure sur le continuum du cours d'eau récepteur (au moins sur 500 m en aval de l'étang). Ce résultat suppose un transfert efficace sur des distances non négligeables de la MO autochtone produite dans l'étang. Dans ces conditions, la vidange (non suivie au cours de cette thèse) pourrait être un des facteurs favorisant des transferts importants de MO autochtones sur de longues distances sous l'effet de la remise en suspension des sédiments de l'étang et de l'augmentation du débit (Banas, 2001).

Les **cours d'eau de tête de BV** sur lesquels sont **implantés la plupart des étangs lorrains** ont un caractère temporaire avec des périodes d'assec durant l'été et des courants peu intenses du fait de la faible pente. Nous avons ainsi fait **l'hypothèse d'une recolonisation par l'aval** de certains taxons et donc que **l'étang** pouvait avoir un **effet** non négligeable **sur les communautés en amont** (Meyer *et al.*, 2007 ; Acuña *et al.*, 2005). Or, nos **résultats n'ont pas permis de montrer de tels patrons de modifications** (Chap. II et III). Une des principales explications fournies pourrait relever de **l'adaptation** de ces communautés de macro-invertébrés pour vivre dans ces milieux particuliers. Un exemple majeur pour illustrer ce propos est la proportion d'invertébrés de ces milieux ayant des **cycles annuels** avec une phase aquatique qu'ils réalisent durant la période hivernale (hautes eaux) et une **phase aérienne** (estivale) (p. ex. Plécoptères, Ephéméroptères, Trichoptères, Chironomidae - Chap. II et III). Cette phase aérienne permet d'une part d'éviter la période d'assec du cours d'eau et d'autre part elle **favorise la dispersion des invertébrés** et par conséquent la recolonisation des milieux asséchés après leur remise en eau (Arscott *et al.*, 2010 ; Datry *et al.*, 2011).

2.3 Implication des modifications abiotiques et biotiques sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin

La décomposition des litières étant en grande partie gouvernée par des mécanismes biologiques eux-mêmes régis par les paramètres abiotiques du cours d'eau, toutes modifications de ces paramètres (abiotiques et/ou biotiques) en lien avec la présence d'un étang sont donc à même d'influencer les processus de décomposition des litières et *a fortiori* le fonctionnement global des écosystèmes aquatiques de tête de BV.

De manière globale, nos résultats **sont en accord avec les études traitant des paramètres influençant le fonctionnement des écosystèmes aquatiques** (p. ex. nutriments, température, conditionnement, assemblages de macro-invertébrés ; voir état de l'art). Notre travail permet de montrer un lien direct entre les modifications structurales et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques que nous avons suivis. Le choix du suivi des processus de décomposition des litières pour interpréter les effets de l'étang est donc totalement justifié. Ainsi, au vue des résultats mentionnés ci-dessus, des **effets opposés en ce qui concerne la vitesse de décomposition des litières ont été enregistrés entre les CE, selon qu'ils se situent en milieux forestiers ou agricoles. Nous expliquons ce résultat** par des différences structurelles des cours d'eau. En effet, en **contexte agricole**, la **vitesse de décomposition des litières** a été **impactée négativement** et de manière importante par la présence de l'étang (k divisé par 2). Cette diminution de la décomposition des litières serait principalement due à la **diminution des biomasses fongiques (chap. I), avec en conséquence un conditionnement et une décomposition microbienne moins importantes des litières** (elles-mêmes expliquées par la diminution des nutriments). Les biomasses et les assemblages de déchetiqueurs dans ces milieux étant peu modifiés à l'aval de l'étang, le changement de conditionnement et donc de la qualité des litières serait une hypothèse pertinente pour expliquer la diminution de leur activité (p. ex. Lecerf *et al.*, 2005 ; Chung et Suberkropp, 2009 ; Graça *et al.*, 2015).

En revanche, en **contexte forestier**, le faible abattement des concentrations en nutriments et l'augmentation des températures en aval de l'étang semblent être les paramètres permettant d'expliquer la légère augmentation des densités microbiennes colonisant les litières et par conséquent la **légère augmentation de la décomposition microbienne à l'aval de l'étang**. En outre, les décompositions ('totales') de litières sont variables allant d'une **absence de modification de la cinétique globale de décomposition des litières à une augmentation d'un facteur quatre**. A l'instar de la variabilité des vitesses de décomposition ('totale') des litières observées à l'aval des étangs, il apparaît que les paramètres trophiques et thermiques ne doivent pas être les seuls à être pris en compte. En effet, la **modification de l'hydrologie**

apparaît dans ce contexte comme un **facteur important**. Précisément, c'est lorsque le CE passe en **régime permanent à l'aval de l'étang**, régime durant lequel nous observons la plus importante modification des assemblages de macro-invertébrés, que les **vitesses de décomposition des litières les plus fortes sont mesurées**.

De plus, à la lecture de la revue effectuée par Mbaka et Mwaniki (2016) sur les processus de décomposition de la MO dans les hydrosystèmes lotiques, on relève que nombre d'études s'attachent à comparer uniquement des sites amont à des sites aval sur un CE impacté par un barrage ou un seuil. Pourtant, notre étude si elle a permis de mettre en évidence une **augmentation de la vitesse de décomposition** des litières sous l'influence d'un étang **entre les sites** les plus en **amont** et ceux plus en **aval (en milieu forestier)**, elle a également montré un patron de réponses similaire pour les **CE de référence**. Sur ces CE, la décomposition des litières est là aussi plus marquée lorsque le cours d'eau passe naturellement d'un régime temporaire à un régime permanent (Chap. II). Nos résultats **permettent donc de relativiser l'effet de l'étang sur le fonctionnement écologique des CE de tête de BV notamment lorsque celui-ci conserve un régime temporaire à l'aval**. Ce résultat souligne donc **l'importance de considérer l'évolution des processus de décomposition des litières dans les CE de tête de bassin sur leur gradient longitudinal** avant de conclure quant à l'effet d'un barrage sur le fonctionnement écologique du CE. Il n'en reste pas moins qu'étudier la décomposition des litières consiste finalement à appréhender la résultante globale d'un processus piloté par nombre d'acteurs (communautés bactériennes, fongiques et de macro-invertébrés), eux-mêmes sous la dépendance de multiples facteurs abiotiques (conditions thermiques, richesse en nutriments, hydrologie). Aussi un même résultat quant à la décomposition des litières peut être clairement porté par des processus biotiques et/ou abiotiques variés. Nous invitons donc ici le lecteur à garder à l'esprit que l'étude de la décomposition des litières ne constitue qu'un indicateur du fonctionnement global du milieu, pouvant masquer le déterminisme précis de certains facteurs, qu'ils soient abiotiques ou biotiques. Dans ce dernier cas, le recours aux signatures isotopiques (comme cela a été fait dans ce travail) nous autorise à préciser quelque peu les processus en jeu.

Ainsi, si le résultat sur les cinétiques de décomposition des litières sous certaines conditions (p. ex. modification limitée de l'hydrologie) peut être modéré quant à l'effet de l'étang, **l'étude isotopique** permet quant à elle de montrer un **effet non négligeable de l'étang sur le fonctionnement trophique général des CE** de tête de BV en lien avec les apports de MO autochtones. En effet, nos analyses détaillées dans le chapitre III, ont montré des modifications significatives des signatures isotopiques de l'ensemble des groupes trophiques de macro-invertébrés étudiés entre la station aval d'un étang et trois autres stations (*i.e.* l'amont de ce même étang et deux stations sur un cours d'eau non entravé par un barrage et qualifié de

référence). Précisément, à l'exutoire, les groupes trophiques de macro-invertébrés ont tendance à être appauvris en ^{13}C . D'ailleurs, suivant le même patron que pour les sources de MO fines en provenance de l'étang et également les biofilms, ce résultat indique que c'est **l'ensemble du réseau trophique basal qui est impliqué dans l'assimilation de ces ressources en provenance de l'étang**. De plus, cette étude souligne le fait que même les groupes trophiques d'organismes que sont les brouteurs et les déchetiqueurs-Insectes souvent considérés comme plus spécifiques s'ils ne disparaissent pas, assimilent de façon non négligeable les ressources en provenance de l'étang (Guilpart, 2013). En revanche, les analyses des communautés soulignent qu'ils ne sont pas nécessairement avantagés dans le CE à l'exutoire de l'étang puisque leurs densités n'augmentent pas nécessairement. Par contre, il semble que cela ne soit pas le cas pour d'autres **organismes plus généralistes** comme les déchetiqueurs-Crustacés et les filtreurs qui eux sont **privilegiés** et voient leurs abondances et/ou leurs biomasses fortement augmenter à l'aval des étangs (comparativement au CE de référence) **lorsque les conditions hydrologiques le permettent**.

Cette étude, au vu du resserrement des niches trophiques observées (pour les macro-invertébrés) en aval de l'étang, nous permet d'avancer que l'étang, en apportant une source de MO riche et labile, entraîne une **perte de diversité fonctionnelle au niveau des différents groupes trophiques**. Il semble que les macro-invertébrés présentent une certaine plasticité écologique et se reportent ainsi vers la MO produite dans l'étang pour accéder à leurs besoins nutritionnels. En effet, même si nous avons détecté une modification des signatures isotopiques des macro-invertébrés en lien avec la consommation de MO autochtone en provenance de l'étang, d'après les modèles de mélanges, il n'est pas évident que les macro-invertébrés se tournent complètement sur la MO produite dans l'étang. D'ailleurs, l'augmentation de la biomasse globale des communautés d'invertébrés à l'aval en lien avec l'augmentation des consommations de litières (mesurées grâce aux modèles de mélanges et observées *in situ* lors des expériences de décomposition de litières) suggère que ceux-ci utilisent les ressources en provenance de l'étang principalement comme complément alimentaire pour trouver des éléments essentiels, comme des acides gras ou certains nutriments qui ne seraient pas en quantités suffisantes dans les MO d'origine allochtone.

D'une manière générale, nos résultats soulignent donc une **amplification du fonctionnement hétérotrophe du CE en aval de l'étang accompagnée d'une augmentation des flux de carbone** grâce à l'amélioration de la qualité nutritive globale de la MO. En effet, même si le fonctionnement au niveau du CE de référence ainsi que celui de la station amont du CE entravé par un étang sont principalement basés sur l'intégration des ressources allochtones, nous avons tout de même mesuré pour ces stations une intégration non négligeable de MO d'origine autochtone (bryophytes et biofilms) grâce aux modèles de mélanges. Plus précisément, celle-ci

passer principalement par l'intermédiaire des racleurs qui représentaient des biomasses non négligeables ; ce n'est plus le cas sur le CE en aval de l'étang. De plus, ce résultat tend à être confirmé par les signatures isotopiques des biofilms qui sont largement appauvries en ^{13}C à l'aval de l'étang. Ce résultat est donc en accord avec l'augmentation du carbone inorganique dissous d'origine organique au détriment de celui d'origine atmosphérique (Perga, 2004 ; Finlay et Kendall, 2007).

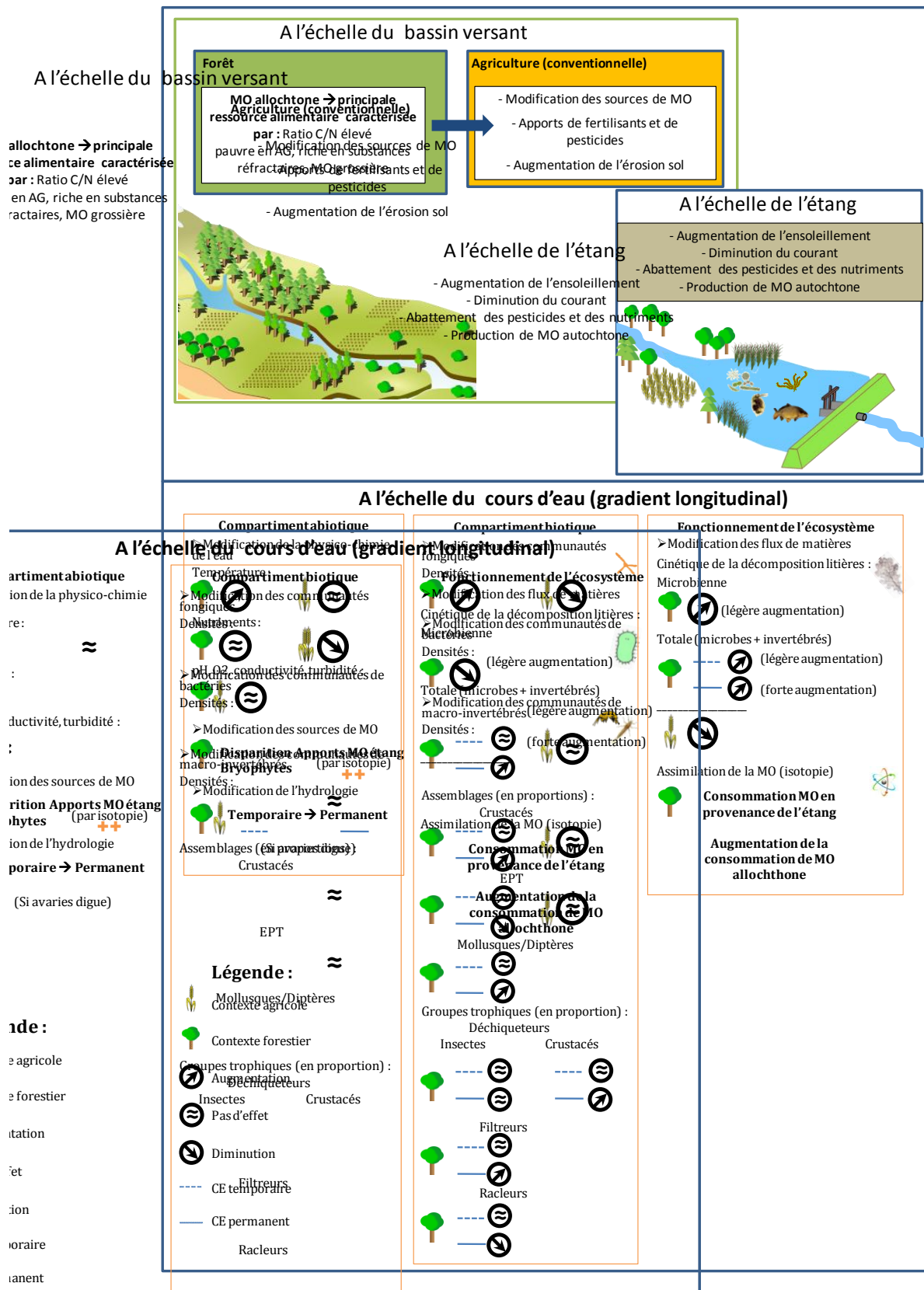


Figure 34. Schéma bilan des effets des étangs sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin (A partir des résultats des travaux de la thèse).

3 Effets des étangs sur le fonctionnement écologique des cours d'eau : de cas particuliers à une généralisation possible ?

3.1 L'étang et son contexte environnemental : des effets contrastés

Des travaux visant à étudier l'effet des étangs sur le compartiment abiotique des CE ont montré le rôle des étangs dans la réduction et la dissipation de diverses pollutions issues des activités agricoles (p. ex. Banas, 2001 ; Passy *et al.*, 2012 ; Gaillard, 2013). Cela a permis de mettre en avant ces services écosystémiques (rétention des nutriments et contaminants) joués par les étangs. Nos résultats sont en partie en accord sur le rôle de remédiation que peuvent avoir les étangs sur le compartiment abiotique en contexte agricole. Mais, les résultats obtenus sur les étangs en contexte forestier permettent de souligner la nécessité de nuancer ce propos. En effet, il semblerait que dans des BV avec des parcelles agricoles, l'étang puisse favoriser la qualité de l'eau. En revanche, cela ne semble pas être le cas lorsque l'eau est déjà de bonne qualité (contexte forestier). De plus, nos résultats ont montré que si la bonne qualité d'eau est un élément nécessaire au bon fonctionnement écologique des CE, elle n'est pas le seul paramètre à prendre en compte. En effet, l'étang par la rupture du continuum écologique qu'il crée sur le CE, semble également fortement impacter le fonctionnement écologique du CE récepteur, à l'aval du barrage (notamment les communautés microbiennes), et ce plus particulièrement en milieu agricole. Par contre ce dernier résultat n'est pas observé en milieu forestier, ce qui nous conduit à proposer une classification des étangs tenant compte de l'occupation du sol et des activités anthropiques sur le BV. Cela permettrait d'appréhender au mieux les pressions auxquelles le CE est soumis de façon à proposer par la suite des pistes de gestion adaptées pour limiter les effets de l'étang ou au contraire tirer parti des caractéristiques de celui-ci, pour le fonctionnement des CE de tête de BV.

3.2 L'étang et la gestion des digues : des fuites aux modifications profondes du fonctionnement écologique

Les étangs sont principalement critiqués aujourd'hui pour la rupture de la continuité écologique qu'ils occasionnent sur les CE (DCE, 2000/60/CE). D'ailleurs, du fait d'un manque de

connaissances sur ces agro-systèmes et pour répondre rapidement à cette critique, certains étangs ont été équipés de « drains » au niveau des digues pour restaurer quelque peu la continuité écologique et maintenir un débit minimum d'étiage (c'est par exemple le cas au niveau de quelques étangs de Lorraine). Pourtant, un des constats principaux de notre étude est l'amplification de l'effet de l'étang sur les communautés de macro-invertébrés et *a fortiori* sur le fonctionnement écologique des CE temporaires de tête de BV avec le passage d'un régime intermittent à un régime permanent. D'ailleurs, cette mesure de restauration de la continuité écologique par le maintien d'un débit d'étiage peut s'avérer ici contre nature, étant donné le caractère temporaire de la majorité des CE où sont implantés les étangs lorrains.

D'une manière générale, la modification de l'hydrologie est majoritairement en lien avec des fuites au niveau des digues et/ou des systèmes de vidange ; il semblerait qu'une meilleure gestion de ces dispositifs visant à réduire ou mieux encore à éliminer ces fuites durant la période estivale pourrait limiter l'expansion et la domination des crustacés. Cela participerait en conséquence à limiter un des effets des étangs sur le fonctionnement écologique des CE de tête de BV.

3.3 Une classification à affiner pour limiter les effets des étangs sur le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin

Nos résultats ont montré des patrons de réponses différents des écosystèmes CE en fonction des paramètres environnementaux à l'échelle du BV et de gestion des agro-systèmes étangs. Il semble ainsi que différents leviers existent pour limiter les effets négatifs des étangs sur le fonctionnement écologique des CE tout en bénéficiant des multiples services écosystémiques qu'ils nous rendent (Aubin *et al.*, 2014).

En revanche, il ne faudrait pas oublier d'autres critères d'intérêt que ceux mis en évidence au cours de cette thèse pour appréhender l'ensemble des risques liés à la présence d'étangs de barrage. Ainsi, l'approche « boîte noire » sur la dynamique trophique et fonctionnelle des étangs de barrage a ses limites du fait d'un manque de connaissances du degré de trophie des étangs, de leur productivité, de la biodiversité qu'ils abritent, des éventuelles espèces non natives qu'ils renferment, etc. Compte tenu de la similarité des systèmes d'étangs en Lorraine, tant au niveau de leurs caractéristiques que de leurs modes de pratiques et de gestion, il semble que notre étude porte des conclusions globalement généralisables au contexte lorrain (pour des étangs de barrage en situation de tête de BV). En revanche, lorsque l'on change d'échelle, nos conclusions pourraient être largement modifiées. En effet, dans d'autres régions de production piscicole

d'étangs (en France et encore plus dans le Monde), il n'est pas rare de constater des apports de fertilisants dans les étangs afin de favoriser la production autochtone et ainsi accroître la production de poissons (Wezel *et al.*, 2013 ; Aubin *et al.*, 2014). Ce paramètre pourrait jouer de manière importante sur la dynamique des flux de MO tant au niveau quantitatif que qualitatif et par conséquent sur le fonctionnement des réseaux trophiques basaux au sein de l'étang mais aussi et surtout sur celui qui nous intéresse plus particulièrement ici, c'est-à-dire le CE récepteur. D'ailleurs, des travaux récents ont montré l'importance de ne pas dépasser ce qui est nommé le point de basculement de l'enrichissement trophique en étang, limite au-delà de laquelle l'étang perd une part importante de sa biodiversité (Vanacker, 2016). Cela se traduit alors par des bouleversements importants du fonctionnement global de l'étang et notamment des chutes de productivité des espèces en-dehors du plancton. Ainsi, on peut supposer que les différents degrés de trophie des étangs pourraient également être des paramètres d'intérêt à prendre en compte pour appréhender l'effet des étangs sur le fonctionnement écologique des CE de tête de bassin. De plus, ce critère s'il est vérifié, prendrait tout son sens dans la conjoncture actuelle, où, pour faire face à la demande croissante en poissons (FAO, 2014), on attend aussi des étangs qu'ils produisent davantage (service d'approvisionnement). De façon plus générale, la pisciculture d'étang cherche aussi à s'inscrire dans une approche dite d'intensification écologique, laquelle ne concerne pas uniquement la seule production de poissons mais plus globalement l'ensemble des services écosystémiques (Aubin *et al.*, 2014 ; Mathé et Rey-Valette, 2015).

4 Pertinence et limites des indicateurs utilisés

Nos travaux ne se sont intéressés qu'à une période limitée de l'année et de fait n'ont concerné qu'une partie seulement du cycle de gestion des étangs. Pourtant, Banas (2001) mentionne des phases critiques du cycle de gestion comme celles de vidange et de la pêche puisqu'elles peuvent s'accompagner de rejets plus ou moins importants de MES dans les milieux récepteurs. De plus, nous avons travaillé sur des CE qui naturellement ont des alternances fonctionnelles saisonnières très variables et qui ont parfois subi de profondes modifications liées à la présence de l'étang. Cependant, dans le cadre de l'évaluation de l'effet des étangs sur le fonctionnement des CE de tête de BV, les indicateurs que nous avons utilisés permettent d'intégrer des modifications du fonctionnement des hydrosystèmes sur des périodes qui dépassent largement la seule durée de la phase étudiée. En effet, les outils de bio-indication, qu'ils soient rattachés à l'étude des communautés ou à des processus fonctionnels, sont généralement reconnus pour cette capacité à intégrer et à détecter des altérations ponctuelles ou chroniques sur les écosystèmes (I2M2, 2012; Gessner et Chauvet, 2002). Par exemple, les communautés

d'invertébrés étudiées dans le cadre de cette thèse ont permis de mettre en évidence des patrons de réponse des effets de l'étang tant au niveau des assemblages des communautés que du fonctionnement trophique du ruisseau. En revanche, si les outils utilisés (filets à litière et isotopie) sont pertinents pour détecter l'effet de l'étang sur le fonctionnement des CE, ils ont tout de même leurs limites (tels qu'ils ont été utilisés) pour une compréhension fine des bouleversements trophiques (p. ex. flux de carbone et de nutriments) que peut avoir l'étang sur le CE. L'étude des communautés (assemblages, densités et régimes alimentaires) ou des taux de décomposition des litières ont permis d'intégrer, de mettre en exergue et de comprendre les processus expliquant les bouleversements du fonctionnement écologique des écosystèmes sur des périodes relativement importantes. Cependant, n'ayant suivi ces processus que sur une partie de l'année et donc sur une partie du cycle de gestion, notre étude ne permet pas la quantification de manière globale de l'effet de l'étang sur la dynamique fonctionnelle du CE du fait de la modification saisonnière du fonctionnement du ruisseau et des perturbations ponctuelles liées à la gestion de l'étang (vidange).

Il est par exemple fortement probable qu'en raison des fuites au niveau de la digue, l'effet de l'étang sur la décomposition de la matière organique allochtone soit encore plus marqué au moment de la période d'assec estivale et que les différences observées dans notre étude soient largement sous estimées à l'échelle annuelle. En effet, tandis que cette période d'assec favorise normalement l'accumulation de MO d'origine allochtone dans le lit du cours d'eau grâce à des apports de litières (latéraux principalement) associés à des taux de décomposition faibles, le maintien d'un débit estival en aval de l'étang favorise le transfert de cette MO vers l'aval et des taux de décomposition plus élevés. En effet, plusieurs études ont mis en évidence des taux de décomposition des litières plus élevés dans des CE permanents par rapport aux CE temporaires (The 1000 intermittent rivers project ; Corti *et al.*, 2011 ; Leberfinger et Herrmann, 2010 ; Dieter *et al.*, 2011).

Enfin, l'étude s'intéressant aux signatures isotopiques de la MO autochtone et à l'évaluation des effets de cette MO sur le fonctionnement trophique du CE, nos résultats ont permis de mettre en exergue plusieurs points : i) la détection d'apports de MO en provenance de l'étang et ii) l'utilisation de cette MO au sein des réseaux trophiques basaux (et en conséquence leur modification). Cependant, du fait d'un manque de précision pour qualifier et quantifier les apports de cette source autochtone dans les réseaux trophiques, nous ne pouvons pas en l'état dresser de bilans quantifiés de l'effet de l'étang sur les flux (C ou N) et leurs origines dans les réseaux trophiques des CE de tête de BV.

5 Perspectives

Notre approche a montré certaines limites. Plusieurs points pourraient faire l'objet d'approches complémentaires afin de pouvoir i) affiner la compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes, ii) valider et généraliser nos résultats et iii) proposer aux gestionnaires d'étangs des mesures de gestion adaptées à la diversité des contextes (socio)-environnementaux.

5.1 Approches complémentaires pour affiner et quantifier l'effet des étangs sur les flux d'énergie dans les écosystèmes lotiques de tête de bassin

- Dans un premier temps, il conviendrait de mieux distinguer les sources d'énergie pour pouvoir quantifier de manière efficace l'effet de l'étang sur les flux d'énergie. Ainsi, l'approche par isotopes stables pourrait être enrichie par une **analyse des profils en acides gras (AG)** de différentes matrices biologiques. Elle devrait permettre de mieux identifier les différentes sources d'énergie par la présence et la quantité de certains acides gras spécifiques de chacune des sources de MO. En effet, les producteurs primaires sont connus pour synthétiser des acides gras plus ou moins spécifiques à chaque grand groupe phylogénétique, ce qui permet *in fine* de les différencier (p. ex. Berge *et al.*, 1995 ; Rajendran *et al.*, 1993 ; Meziane et Tsuchiya, 2000). L'utilisation des AG en tant que traceurs de la MO entre les producteurs et les consommateurs est d'ailleurs de plus en plus répandue (Pitt *et al.*, 2009 ; Dubois, 2012 ; Kelly et Scheibling, 2012 ; Bec *et al.*, 2011 ; Sauvanet, 2013). De fait, couplée à l'étude isotopique, elle devrait permettre une meilleure compréhension de l'utilisation des différentes sources de MO par les différents groupes trophiques des CE de tête de BV.
- Dans un second temps, les ressources en provenance de l'étang pouvant être assimilées de façon importante par l'ensemble du réseau trophique et non uniquement par les macro-invertébrés benthiques, **d'autres compartiments biologiques pourraient également être intéressants à suivre**. Les micro-organismes ou encore la méiofaune qui sont des communautés également connues pour leur rôle dans l'intégration des différentes sources d'énergie dans les réseaux trophiques (Stead *et al.*, 2005 ; Hieber et Gessner, 2002 ; Pascoal et Cassio, 2004), n'ont été que peu ou pas suivis dans cette étude. Il serait donc intéressant de compléter notre étude en considérant également ces autres

compartiments biologiques, pour quantifier de manière plus exhaustive l'intégration des ressources en provenance de l'étang dans les écosystèmes lotiques.

- Une fois la quantification de l'assimilation des différentes ressources par les différents groupes trophiques étudiés, une consolidation des résultats pourrait être envisagée en croisant l'ensemble des réponses liées à la dégradation des litières et aux biomasses des micro-organismes et des invertébrés (déterminés dans notre étude) et ceux de la méiofaune (à déterminer). Cette analyse permettrait *in fine* de déterminer les flux de carbone et *a fortiori* d'énergie et donc les modifications, voire les bouleversements, occasionnés par les étangs sur ces flux.

5.2 Approche complémentaire pour valider et généraliser les résultats de cette thèse

Il convient de souligner que notre étude a été conduite sur une aire géographique restreinte avec donc toutes les limites que cela peut avoir d'un point de vue de la diversité des écosystèmes suivis tant au niveau du BV (occupation du sol, géologie, pédologie, etc.) que de la gestion des étangs (intensification, utilisation de fertilisants, espèces élevées, etc.). Il me semble important de vérifier la sensibilité de ces outils à différentes échelles socio-environnementales et temporelles afin de ne pas proposer des mesures de gestion non adaptées. De fait, il serait intéressant de reconduire une expérience de décomposition des litières sur un plus grand nombre d'étangs (50) et sur une aire géographique plus vaste. Pour que cela soit réalisable, il faudrait dans un premier temps réduire le nombre de dates de prélèvement des litières à une seule date tout en maintenant les deux types de mailles (GM et FM). Dans un second temps, afin de pouvoir traiter efficacement les résultats, il faudrait également déterminer l'occupation du sol sur les BV, connaître les pratiques appliquées sur les étangs, caractériser les perturbations hydro-morphologiques causées par l'étang, suivre les paramètres physico-chimiques de l'eau et enfin quantifier les biomasses de micro-organismes et de macro-invertébrés déchetueux. Ainsi, cette étude confirmerait et/ou devrait permettre de mettre en évidence de manière fiable les paramètres permettant de comprendre l'effet de l'étang sur le fonctionnement écologique des CE de tête de BV. Par la suite, pourront être proposées des actions visant à améliorer la gestion des étangs de manière à rendre la production piscicole plus durable. Ainsi, l'objectif visé serait de réduire au maximum l'impact pour le fonctionnement des CE de tête de BV lorsque ceux-ci sont en amont dans de bonnes conditions écologiques et de profiter au mieux de la

particularité des étangs pour améliorer la qualité des CE lorsque ceux-ci sont dans de mauvaises conditions écologiques du fait de pressions extérieures.

6 Bilan

En résumé, les approches expérimentales et le déploiement d'outils variés dans le cadre de cette thèse ont permis de mettre en évidence des réponses contrastées de l'effet des étangs sur le fonctionnement écologique de CE de tête de BV, dépendant de facteurs extrinsèques et intrinsèques au milieu aquatique. Nous avons plus particulièrement mis en exergue la nécessité de prendre en compte le contexte environnemental à l'échelle du BV et certaines caractéristiques hydrologiques à l'aval des digues d'étangs. Aussi, bien que ce cadre original ait permis de valider les outils utilisés pour montrer l'effet de l'étang sur les modifications structurelles des habitats, des ressources, des communautés et du fonctionnement trophique, la complexité des réponses observées souligne la nécessité de renforcer les recherches sur ces milieux pour pouvoir utiliser ces outils à des fins de gestion et/ou de conservation. Un enjeu important consiste à comprendre et à quantifier plus finement la dynamique des interactions entre les agro-systèmes lenticques (étangs) et les écosystèmes lotiques (cours d'eau), prenant en compte le niveau d'anthropisation des milieux étudiés, de façon à assurer autant que faire se peut les services écosystémiques que chacun de ces systèmes serait à même de produire.

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Schéma simplifié de l'organisation structurale et des relations dynamiques qui existent au sein d'un écosystème théorique. L'accent est mis sur les interactions qui existent entre les différents compartiments de l'écosystème ainsi que les différents groupes de producteurs, consommateurs et détritivores de l'écosystème. Ces interactions sont schématisées par des flèches pleines noires qui signifient « sont utilisés par ». Les flèches en pointillés quant à elles signifient « fournissent des ressources ».....	4
Figure 2. Illustration des principaux facteurs abiotiques d'influence sur le biotope des hydrosystèmes lotiques dulcicoles.	13
Figure 3. Illustrations des zones de préférence des communautés sur le gradient longitudinal des hydrosystèmes lotiques dulcicoles. Zonation des invertébrés d'après Illies et Botosaneanu (1963) et des poissons selon Huet (1949).	14
Figure 4. Illustration de l'évolution des guildes trophiques des macro-invertébrés benthiques sur le continuum fluvial en fonction des ressources trophiques disponibles d'après le « River Continuum Concept » (Vannote et al., 1980).	15
Figure 5. Schéma d'illustration de l'attribution des numéros des ordres hydrographiques selon la classification de Strahler (1952) – Ajout des cours d'eau temporaires notés T (traités dans cette étude). (modifié d'après Strahler, 1952)	16
Figure 6. Interactions du cours d'eau avec le milieu environnant. Les flèches représentent les flux de matières entre le cours d'eau et le milieu terrestre environnant. MOD = matière organique dissoute. Traduit de Richardson et Danehy (2007).	20
Figure 7. Illustration des atouts écologiques des cours d'eau de tête de BV pour l'ensemble de l'hydrosystème dulcicole. Traduit de Meyer et al. (2007)	22
Figure 8. Modèle conceptuel des facteurs influençant la décomposition des litières. Les flèches indiquent l'influence d'un facteur donné sur les autres facteurs. Traduit et adapté de Graça et al. (2015).	24
Figure 9. Photographie de différentes espèces de Trichoptères dans leurs fourreaux constitués de feuilles de chêne (<i>Quercus</i> sp.) et de hêtre (<i>Fagus sylvatica</i>). Les individus photographiés proviennent des cours d'eau temporaires forestiers suivis dans cette étude. a) et b) <i>Glyptotendipes</i> <i>pellucidus</i> , c) <i>Oligostomis reticulata</i>	30
Figure 10. Représentation schématique du processus de décomposition des litières forestières (explicité dans ce chapitre) par les différents organismes des cours d'eau hétérotrophes de tête de bassin versant (MOPG : matière organique particulaire grossière ; MOPF : matière organique particulaire fine ; MOD : matière organique dissoute). La taille des flèches exprime la part relative des organismes dans les mécanismes de décomposition.	31
Figure 11. Représentation schématique des différents types d'étangs selon la nature principale de leur alimentation en eau (SV : Système de vidange).	34

Figure 12. Cartographie des principales régions d'étangs en France. (D'après Bartout et Touchart, 2013).....	36
Figure 13. Cycle de gestion d'un étang piscicole (Banas, 2011).....	38
Figure 14. Pressions anthropiques et effets sur les paramètres environnementaux primordiaux pour le maintien de l'intégrité biotique des cours d'eau (traduit de Karr, 1991). MOPG : Matière Organique Particulaire Grossière. MOPF : Matière Organique Particulaire Fine.	43
Figure 15. Localisation de la zone d'étude du « Pays des Etangs » de Lorraine.....	51
Figure 16. Location of the study area (a. France; b. Lorraine Region) and land use of the river basins with study site locations.....	65
Figure 17. Leaf litter ash free dry mass (AFDM) remaining of alder leaves in litter bags after 14, 34 and 55 days of exposure at the 10 sampling points. Results are presented considering upstream agricultural sites (A Up), downstream agricultural sites (A Down), upstream forested sites (F Up) and downstream forest sites (F Down). Open circles are leaf litter AFDM remaining values for each studied group (A Up, A Down, F Up and F Down). Solid lines represent the regression lines computed for each group and dashed lines represent the regression lines computed with all the data.....	76
Figure 18. Effect of fishponds on the stream daily rates of total leaf litter decomposition (k) considering the dominant land use in the catchment. Data represent the 4 parameters of the best-fit model that is upstream in forested sites, downstream in forested sites, upstream in agricultural sites and downstream in agricultural sites (studied groups). Vertical bars indicate the 95% confidence interval of the group mean values and the various letters indicate significantly different groups (based on 95% CI).....	76
Figure 19. Effect of fishponds on the stream fungal biomass after 34 days of exposure in streams considering the dominant land use in the catchment. Vertical bars indicate + SE of the mean values and the various letters indicate significantly different groups ($p < 0.05$) according to Tukey's post hoc test.	77
Figure 20. NMDS ordination of the studied groups showing the 95% confidence interval ellipse for each studied group based on differences in benthic macroinvertebrate assemblage composition (Bray-Curtis similarity).	80
Figure 21. Representation of mean A) relative biomass (+ 1 SE) and B) total biomass (+ 1 SE) of macroinvertebrate FFGs considering location from fishponds and dominant land use (studied groups).....	86
Figure 22. Location of the study area. (a) France, Great East Region; (b) Sarre river basin and location of the six study catchments; (c) Land use and location of the measuring stations on the catchments. Stations were disposed along a longitudinal gradient of streams from upstream (S1) to downstream (S3-S4).	94

Figure 23. Left panel: (a) comparison of microbial (fine-mesh bags) and total (coarse-mesh bags) leaf litter breakdown (LLB) rates along longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). LLB rates were expressed as day⁻¹. Vertical bars indicate 95 % interval confidence and different letters indicate significant differences between measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANCOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals for fishpond effects across stations among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on microbial LLB (b) and total LLB (c). Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond. 103

Figure 24. Left panel: (a) Comparison of microbial (fungi and bacteria) gene densities ($\pm$ Standard Error (SE), n = 6) across the longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). Different letters indicate significant differences between the measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals (CI) for fishpond effects across stations among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on (b) fungal and (c) bacterial gene densities. Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond. 104

Figure 25. Left panel: (a) Comparison of shredder abundance and biomass ($\pm$ SE, n = 12; expressed as number or grams. g of leaf litter AFDM remaining⁻¹) along a longitudinal gradient of the three reference streams (Ref A, Ref B, Ref C) and the three impacted streams (Fp A, Fp B, Fp C). Different letters indicate significant differences between measuring stations (S1, S2, S3, S4) in streams (based on ANOVA results). Right panels: Log ratios and 95 % confidence intervals for fishpond effects across stations among the couples (A, B and C from the top to the bottom, respectively) on (b) shredder abundance and (c) shredder biomass. Null log ratio (i.e. confidence interval overlapping zero) indicates no significant effect of the fishpond for the given variable between two measuring stations of the considered couple, whereas log ratio different from zero indicates significant effect of fishpond. 106

Figure 26. Non-metric multi-dimensional scaling ordination on detritivore communities. (a) Average coordinates ($\pm$ SD, n=6) for the 22 measuring stations and average coordinate for each shredder taxa are displayed. (b), (c), (d) and (e) average coordinates for the 22 measuring stations and 95% ellipse confidence from streams (b), from measuring stations (c), from location, i.e. upstream vs. downstream (d) with upstream reference (UR), downstream reference (DR), upstream fishpond (UF) and downstream fishpond (DF) and (e) with temporary (T) and permanent (P) measuring stations are displayed. On the legend: S1, S2, S3, S4 indicate measuring stations from

upstream to downstream sites; Ref A, Ref B and Ref C indicate the reference streams and Fp A, Fp B and Fp C indicate the streams with barrage fishpond. (A. aq.: Asellus aquaticus; Li1: Limnephilus; Cra.: Crangonyx; Mic.: Micropterna; O. ret.: Oligostomis reticulata; Ste.: Stenophylax; Nem.: Nemoura; G. pel.: Glyptotaelius pellucidus; Pro.: Proasellus; G. pul.: Gammarus pulex; Ste.& Cha.: Stenophylacini and Chaetopterygini; Hab.: Habrophlebia; Li2: Limnephilidae; Li3: Limnephilini; Hal.: Halesus; Cha. Chaetopteryx; Cap.: Capnia; Pp: Potamopyrgus; A. obs.: Annitella obscurata; M. mel.: Melampophylax melampus; Pot.: Potamophylax)..... 109

Figure 27. Results of the PLS regressions analysis performed on the 22 total leaf litter breakdown (LLB) rates obtained at measuring stations. Highest relative values indicate the best predicting factors. Positive values are positively correlated, and negative ones are negatively correlated with LLB. Left panel shows the importance of identified categorical factors (a) and right panel shows the importance of biological factors (b) associated with total LLB. Black bars represent the most important categorical factors (a) and biological factor (b). Grey bars show variables significantly correlated with the most important variable (d.f. 21; $r^2 > 0.50$; $P < 0.05$, Pearson rank test). UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond; UR = Upstream Reference; DR = Downstream Reference; EP = Ephemeroptera and Plecoptera..... 110

Figure 28. Location of the study area. (a) France, Great East region; (b) Sarre river basin and location of the two studied catchments; (c) Land use and location of the four sampling sites on the catchments. Black circles identified both upstream sites and black triangles identified both downstream sites. 121

Figure 29. Total biomass (a) and relative biomass (b) per identified trophic groups for each sampling site. Others correspond to pooled taxa for which each taxa represented alone less than one percent of the whole community at a given sampling site. All the taxa in the "other" group were not considered in the subsequent analyses. UF=Upstream Fishpond site; DF=Downstream Fishpond site; UR=Upstream Reference site; DR=Downstream Reference site. 128

Figure 30. Representation of the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of food resources (mean $\pm$ SD) and invertebrate communities (a) and the invertebrate functional feeding groups (b) in the four sampling sites (orange=upstream fishpond=UF; red=downstream fishpond=DF; green=upstream reference=UR; dark green=downstream reference=DR)..... 129

Figure 31. Stable isotope values of the invertebrate taxa at upstream fishpond site, downstream fishpond site, upstream reference site, downstream reference site (in orange, red, light green, dark green, respectively) in a scaled two-dimensional isotopic space ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) based on the whole community at the four sites and illustration of the isotopic diversity metrics. (a) isotopic position measures the biomass-weighted isotopic position of the macro-invertebrate community at each sampling site, (b) isotopic divergence measures the distribution of biomass-taxa importance within

<i>the border of the convex hull (colored polygon), (c) isotopic dispersion is the biomass weighted-mean distance to the center of gravity of all taxa at each site.....</i>	133
Figure 32. <i>Multiple isotopic overlap combinations and associated similarity indices between the invertebrate communities of two sites (red and blue) in a scaled two-dimensional isotopic space ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). UF=Upstream Fishpond site; DF=Downstream Fishpond site; UR=Upstream Reference site; DR=Downstream Reference site.</i>	134
Figure 33. <i>Relative contribution of the different food resources sampled to each functional feeding group [(A) scrapers, (B) collector-gatherers, (C) collector-filterers, (D) shrimp-shredders, (E) insect-shredder and (F) predators] at pooled "similar" sites (i.e. pooled data from upstream fishpond site and both reference sites) (left panel) and at downstream fishpond site (right panel). SOM=Suspended organic matter.</i>	136
Figure 34. <i>Schéma bilan des effets des étangs sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin (A partir des résultats des travaux de la thèse).....</i>	152

LISTE DES TABLES

Tableau 1. Surfaces et productions des principales régions d'étangs en France. (D'après Le Quéré et Marcel, 1999).....	35
Tableau 2. Récapitulatif de quelques services écosystémiques rendus par les étangs piscicoles. D'après Aubin et al. (2014).....	45
Table 3. Fishpond, catchment and riparian characteristics of the ten sampling points under study in the Lorraine region.	68
Table 4. Physical and chemical characteristics (mean(SD)) of the five study sites or the ten sampling points in the Lorraine region.	70
Table 5. Effect of fishponds on streams for selected benthic invertebrate metrics and considering the dominant land use in the catchment. Results indicate the mean value of each group and the various letters indicate significantly different groups (** 0.01 > p > 0.001; ***p < 0.001; Kruskal test or two-way ANOVA followed by Tukey's post hoc test).....	78
Table 6. Results of the PERMANOVA analysis on taxa composition, as well as composition of the functional feeding groups (FFG) in relative biomass and in total biomass per dominant land use (forest vs. agriculture), location (upstream vs. downstream from the fishponds) and their interactions. Results are based on 999 permutations. (NS: non significant; ** 0.01 > p > 0.001; ***p < 0.001;).	79
Table 7. Characteristics of the study sites. The values are expressed in mean ± standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DF = Downstream Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond	96
Table 8. Water characteristics of each measuring station. The values are expressed in mean ± standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DF = Downstream Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond	97
Table 9. Characteristics of the study sites. The values are expressed in mean ± standard deviation (SD). UR = Upstream Reference; DR = Downstream Reference; UF = Upstream Fishpond; DF = Downstream Fishpond	122
Table 10. Mean (Sd) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotope ratios of the macroinvertebrate functional feeding groups among the different sampling sites. Different letters indicate statistical differences between sites.....	131

ANNEXES

Figure S1. Mean daily temperature and results of the locally weighted scatterpoint smoothing models for the ten sampling points under study.....	170
Figure S2. Box plots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios of (a) whole invertebrate communities, (b) scraper, (c) collector-filterer, (d) collector gatherer and (e) shrimp-shredder, (f) insect-shredder and (g) predator invertebrate functional feeding groups among sites (orange=upstream fishpond; red=downstream fishpond; green=upstream reference; dark green=downstream reference).....	181
Table S1. Results of the five leaf litter breakdown models concerning (A) Akaike Information Criterion and (B) comparison of the different models with nested model testing.	171
Table S2. Location and altitude of the 22 measuring stations among the six studied streams.....	172
Table S3. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the (microbial and total) leaf litter breakdown (LLB). Significant results are presented in bold.....	173
Table S4. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the (bacterial and fungal) gene densities. Significant results are presented in bold.....	174
Table S5. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the shredder metrics (abundance and biomass). Significant results are presented in bold.....	175
Table S6. Results of multiple PERMANOVA based on 1,000 permutations of Bray-Curtis ecological distance on log-transformed shredder densities. As we focus on differences among measuring stations shredder density were considered as average density over time (i.e. average density between a given location of a leaf bag at day 14 and its counterpart at day 28) to minimize the temporal colonization effect.	176
Table S7. Invertebrate family/specie taxa grouped by their functional feeding group categories as in Tachet et al. (2010).	177
Table S8. Model relative contribution (%) of leaf litter, biofilm and bryophytes to shredders and consumers at headwater sampling sites. Values derived from the SIAR mixing model. 95% credibility limits are presented in parentheses.	182

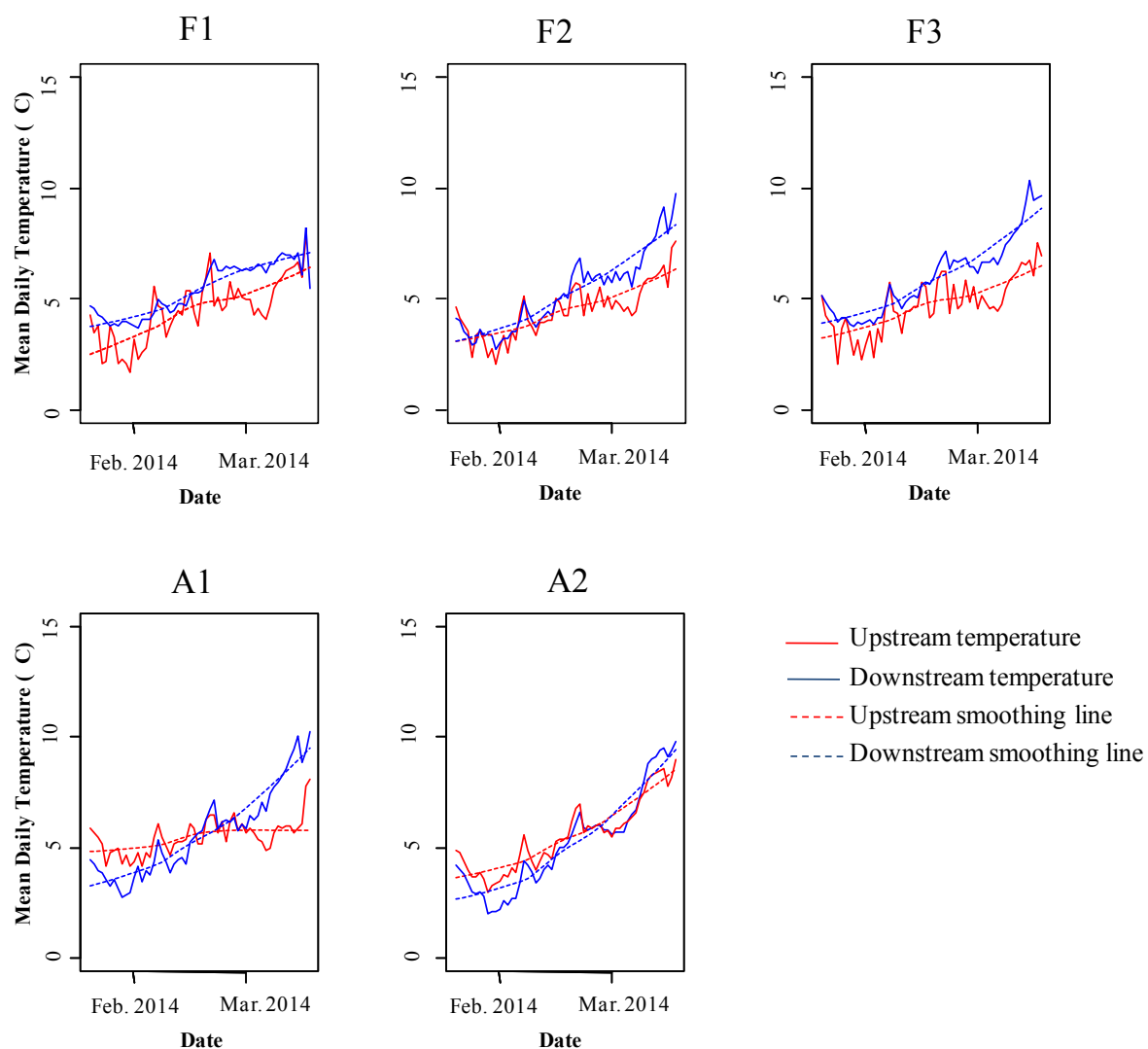


Figure S1. Mean daily temperature and results of the locally weighted scatterpoint smoothing models for the ten sampling points under study.

Table S1. Results of the five leaf litter breakdown models concerning (A) Akaike Information Criterion and (B) comparison of the different models with nested model testing.

Table S1 A:

Considered model	AIC
Model (i)	-103.90
Model (ii)	-103.49
Model (iii)	-159.50
Model (iv)	-193.03
Model (v)	-192.95

Table S1 B:

Considered model	Nested model testing				
	Model (i)	Model (ii)	Model (iii)	Model (iv)	Model (v)
Model (i)	-	-	-	-	-
Model (ii)	p=0.21 (ns)	-	-	-	-
Model (iii)	p<0.001	p<0.001	-	-	-
Model (iv)	p<0.001	p<0.001	p<0.001	-	-
Model (v)	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p=0.08 (ns)	-

Table S2. *Location and altitude of the 22 measuring stations among the six studied streams.*

Stream	Measuring station	Latitude	Longitude	Altitude
<i>Reference streams</i>				
Ref A	S1	48.885517	7.008848	234
	S2	48.888621	7.007046	229
	S3	48.893192	7.003183	225
	S4	48.897819	7.00284	223
Ref B	S1	48.821361	6.905508	239
	S2	48.824921	6.909456	239
	S3	48.828707	6.913147	236
	S4	48.830289	6.914864	234
Ref C	S1	48.842153	6.901560	247
	S2	48.844412	6.908512	240
	S3	48.846333	6.916237	234
<i>Impacted stream</i>				
Fp A	S1	48.834809	6.973314	255
	S2	48.837295	6.977434	253
	S3	48.844977	6.982498	249
	S4	48.846559	6.983957	248
Fp B	S1	48.836052	6.879158	245
	S2	48.838424	6.880274	243
	S3	48.841249	6.884909	242
	S4	48.843057	6.887999	240
Fp C	S1	48.823452	6.892376	248
	S2	48.824638	6.897869	243
	S3	48.827407	6.904650	241

Table S3. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the (microbial and total) leaf litter breakdown (LLB). Significant results are presented in bold.

Stream couple	Microbial LLB			Total LLB		
	Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size		Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size	
		lower	upper		lower	upper
Couple A						
S1	-0.35	-0.92	0.22	3.74	2.81	4.68
S2	0.08	-0.49	0.64	5.92	4.61	7.24
S3	0.81	0.22	1.40	4.79	3.68	5.90
S4	1.35	0.73	1.98	2.27	1.55	3.00
Couple B						
S1	0.40	-0.17	0.97	-3.13	-3.97	-2.29
S2	-0.67	-1.25	-0.09	-0.55	-1.13	0.03
S3	0.33	-0.24	0.90	5.98	4.65	7.30
S4	1.57	0.92	2.21	4.75	3.64	5.85
Couple C						
S1	2.58	1.81	3.34	-1.63	-2.29	-0.98
S2	2.09	1.39	2.80	-1.72	-2.38	-1.06
S3	1.11	0.50	1.71	0.19	-0.38	0.76

Table S4. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the (bacterial and fungal) gene densities. Significant results are presented in bold.

Stream couple	Fungal gene density			Bacterial gene density		
	Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size		Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size	
		lower	upper		lower	upper
Couple A						
S1	0.01	-1.12	1.14	-0.09	-1.23	1.04
S2	-0.34	-1.48	0.80	-1.86	-3.21	-0.50
S3	1.96	0.58	3.34	1.15	-0.07	2.38
S4	1.48	0.20	2.76	1.07	-0.14	2.28
Couple B						
S1	0.99	-0.21	2.19	0.05	-1.09	1.18
S2	-0.66	-1.82	0.50	-0.02	-1.15	1.12
S3	0.88	-0.30	2.07	0.91	-0.28	2.10
S4	1.12	-0.10	2.33	1.32	0.07	2.57
Couple C						
S1	-1.34	-2.59	-0.09	0.18	-0.96	1.31
S2	1.00	-0.20	2.20	0.77	-0.41	1.94
S3	0.86	-0.33	2.04	1.19	-0.03	2.42

Table S5. Results of the effect sizes (average and confidence intervals) calculated between each measuring station (S1, S2, S3, S4) of couples (A, B and C) for the shredder metrics (abundance and biomass). Significant results are presented in bold.

Stream couple	Shredder abundance			Shredder biomass		
	Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size		Mean Effect Size value	Confidence Interval for Effect Size	
		lower	upper		lower	upper
Couple A						
S1	-0.67	-1.49	0.15	1.91	0.95	2.88
S2	0.07	-0.73	0.87	1.54	0.62	2.45
S3	1.28	0.40	2.16	3.10	1.91	4.28
S4	0.86	0.03	1.70	2.53	1.46	3.61
Couple B						
S1	-1.32	-2.21	-0.44	-0.99	-1.84	-0.14
S2	-1.76	-2.70	-0.82	0.73	-0.09	1.56
S3	1.69	0.76	2.63	3.86	2.50	5.21
S4	2.55	1.48	3.63	6.12	4.21	8.03
Couple C						
S1	-2.31	-3.35	-1.28	-0.69	-1.52	0.13
S2	-2.35	-3.39	-1.31	-0.80	-1.63	0.03
S3	-0.13	-0.93	0.67	1.05	0.20	1.91

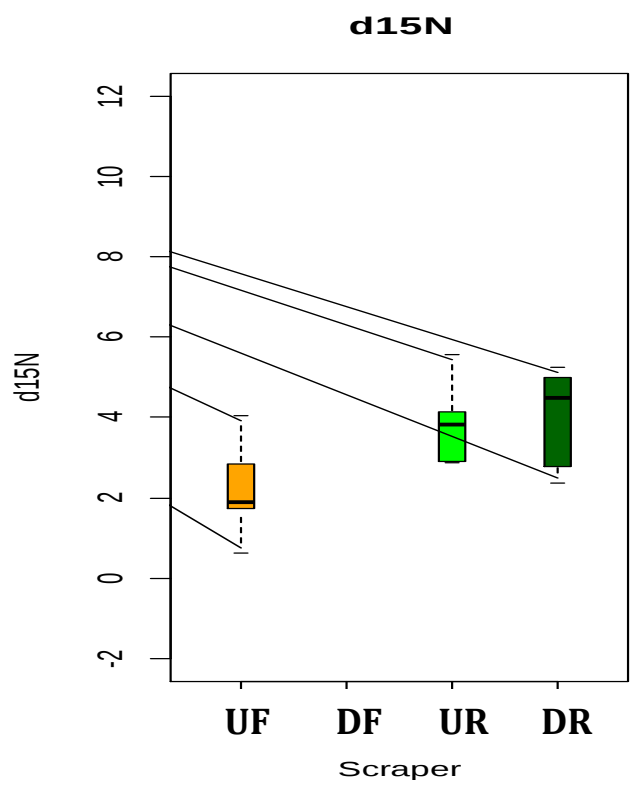
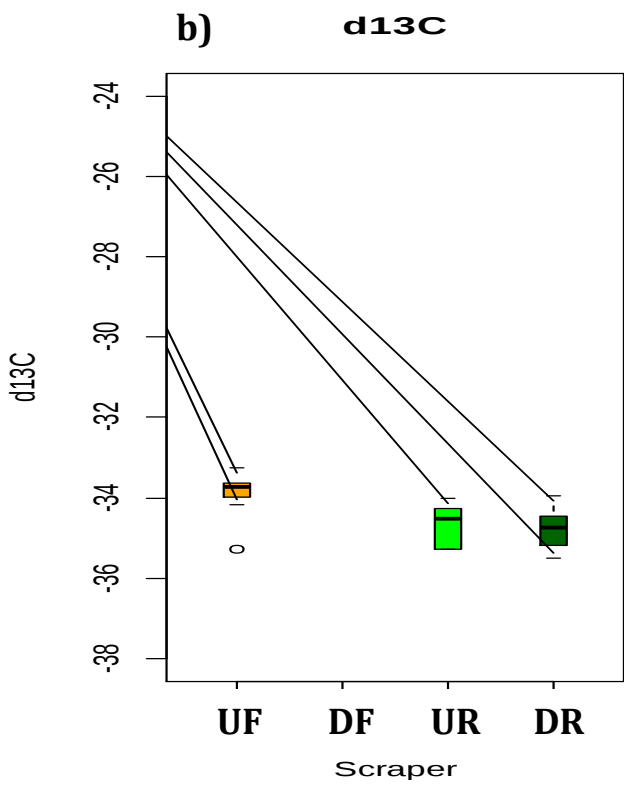
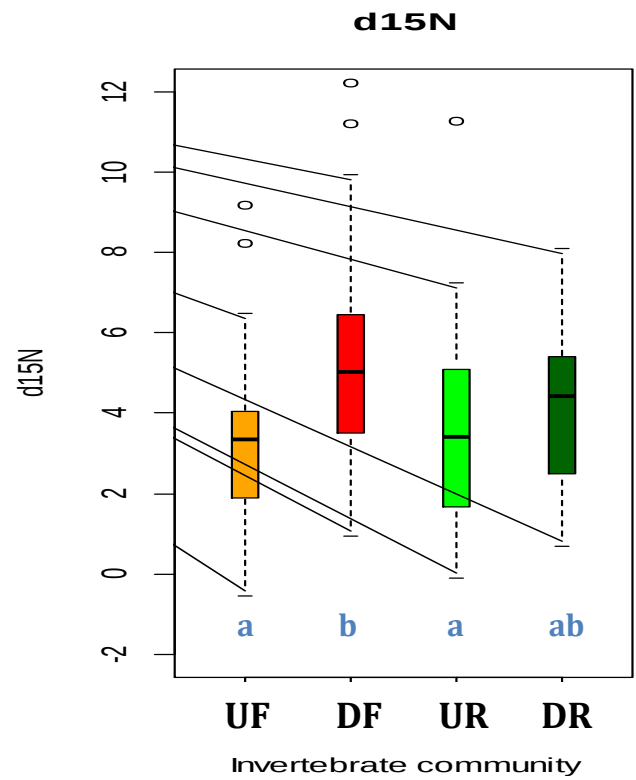
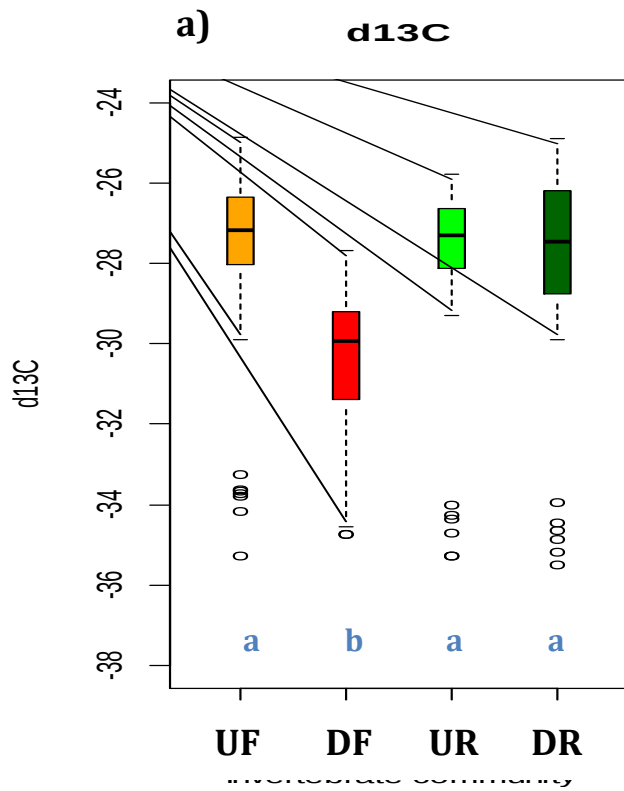
Table S6. Results of multiple PERMANOVA based on 1,000 permutations of Bray-Curtis ecological distance on log-transformed shredder densities. As we focus on differences among measuring stations shredder density were considered as average density over time (i.e. average density between a given location of a leaf bag at day 14 and its counterpart at day 28) to minimize the temporal colonization effect.

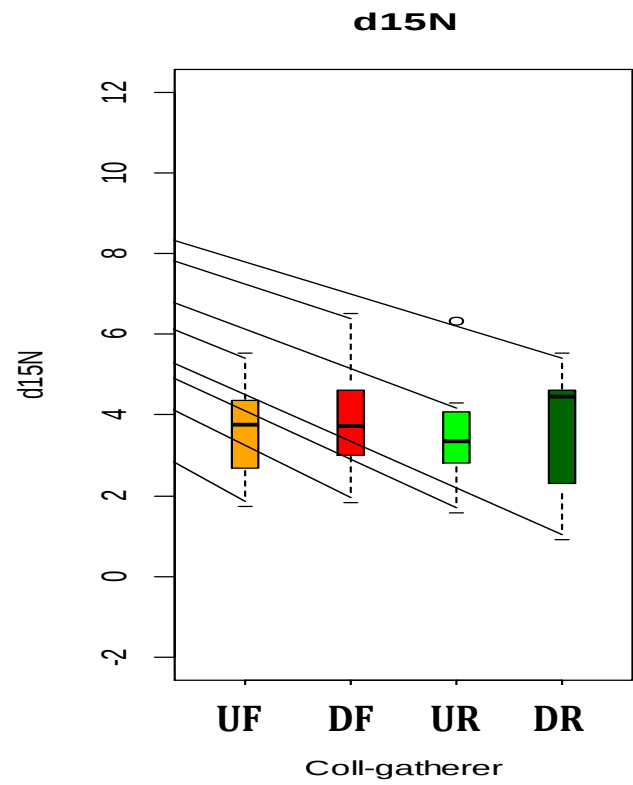
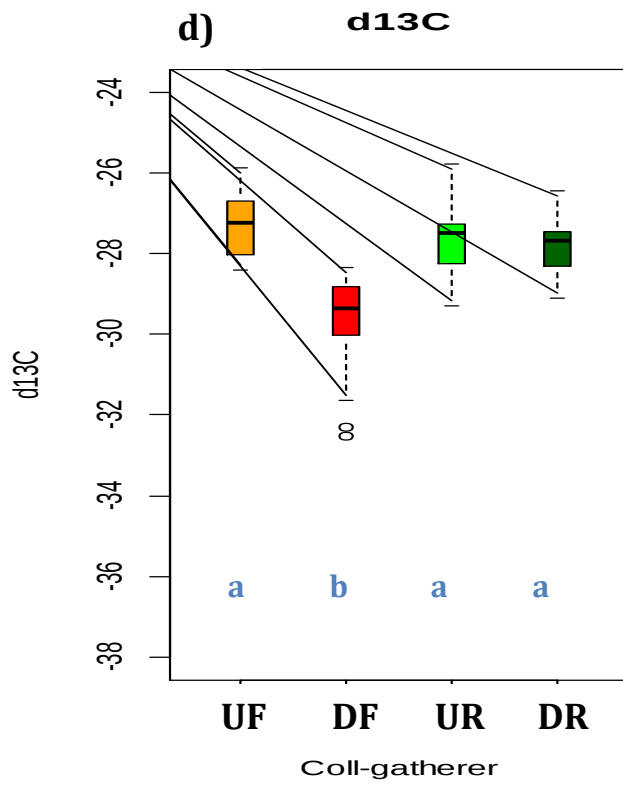
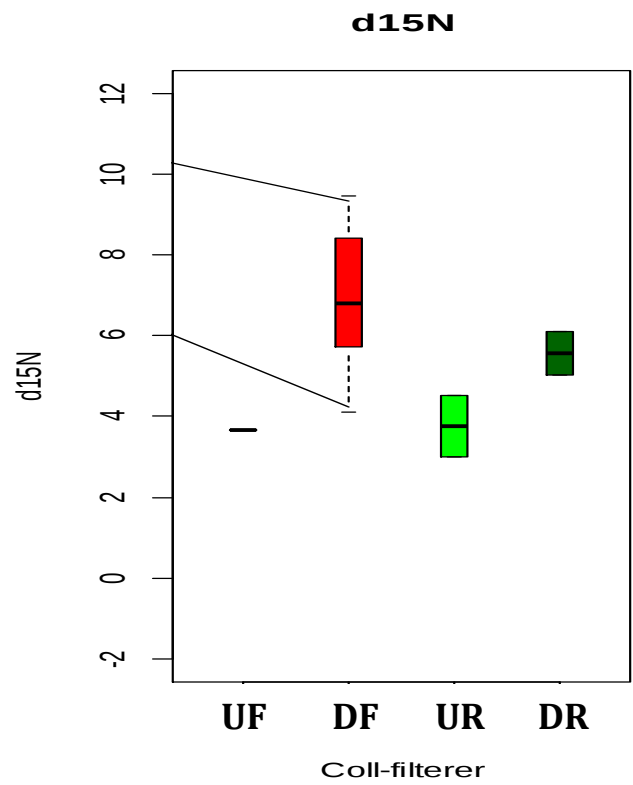
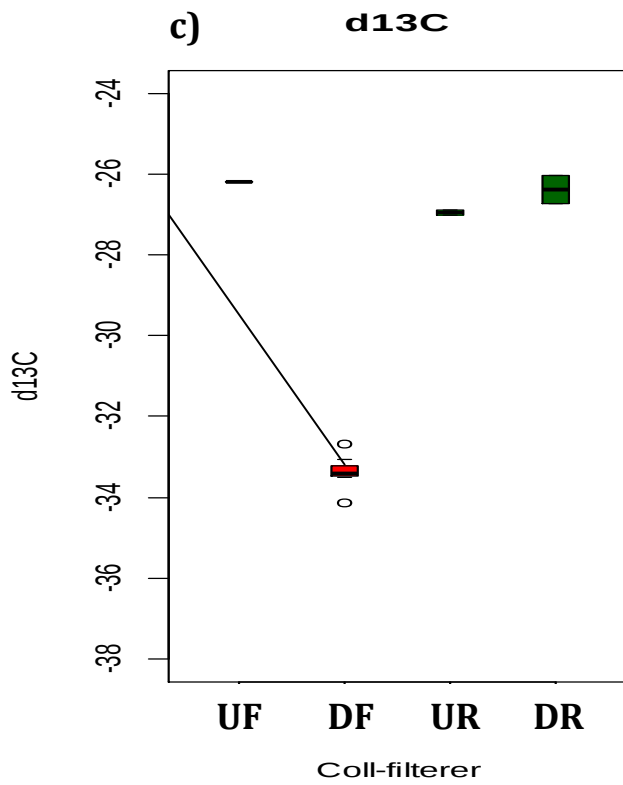
Considered factor	Results of multiple PERMANOVA based on 1,000 permutations				
	Df	SS	F	R ²	P
Stream	5	15.661	18.19	0.419	<0.001
Residuals	126	21.696			
Reference vs Impacted S.	1	3.943	15.342	0.106	0.008
Residuals	130	33.414			
Measuring station	3	5.668	7.631	0.152	0.010
Residuals	128	31.689			
Location	3	11.44	18.834	0.306	<0.001
Residuals	128	25.917			
Flow (P/T)	1	9.154	42.194	0.245	<0.001
Residuals	130	28.203			

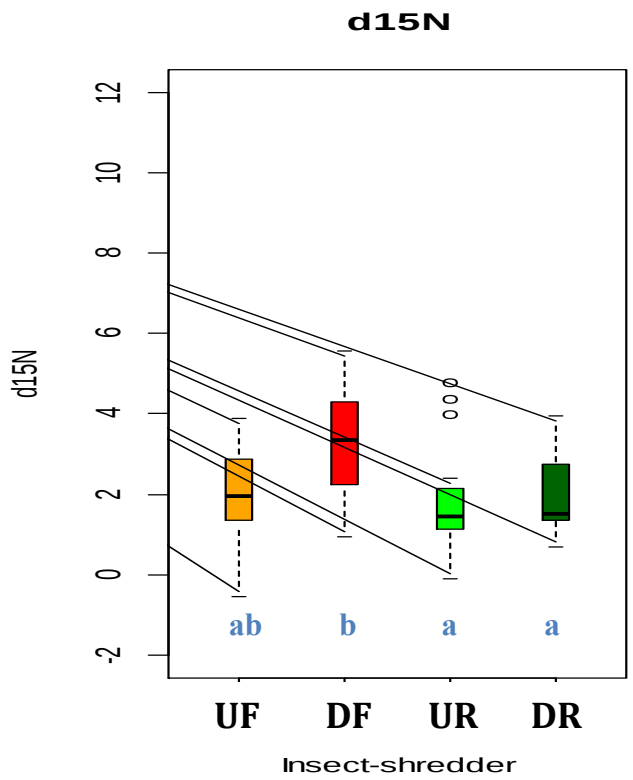
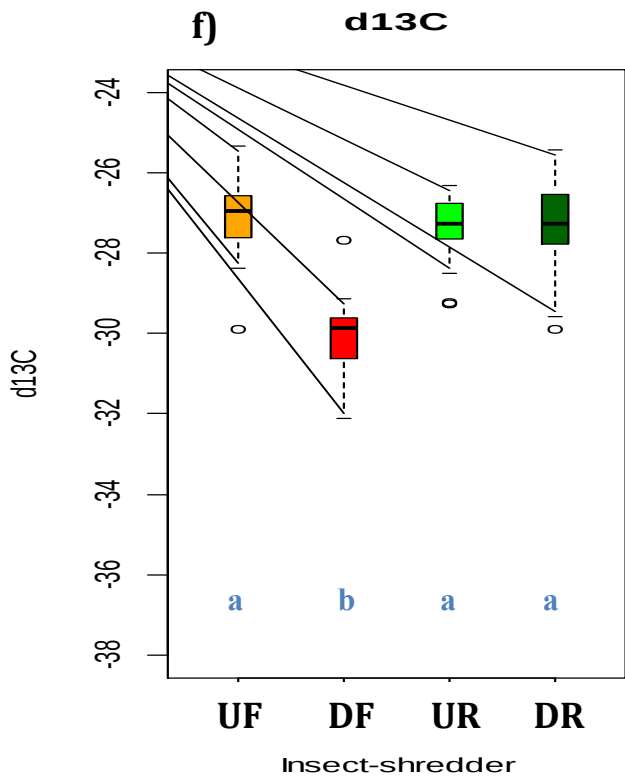
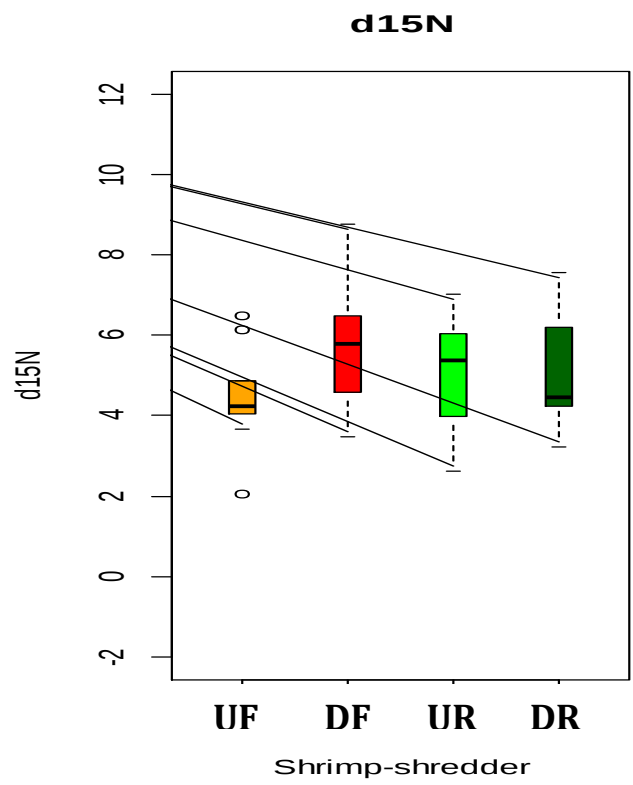
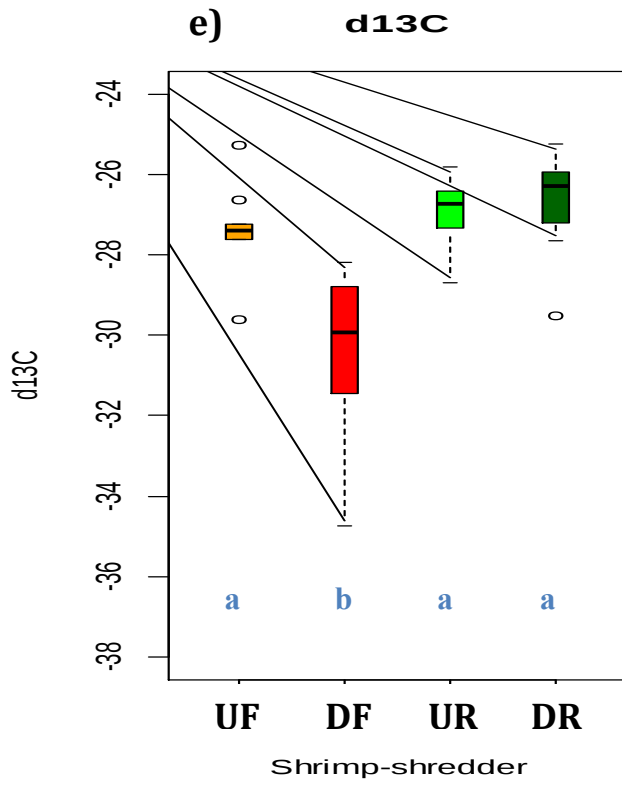
Factors: **Stream** (six studied streams); **Reference vs Impacted S.** (the three reference streams vs the three impacted streams); **Measuring station** (stations from up- to downstream on each streams: S1; S2; S3; S4); **Location** (Upstream Reference; Downstream Reference; Upstream fishpond; Downstream fishpond); **Flow** (Permanent and Temporary streams)

Table S7. *Invertebrate family/specie taxa grouped by their functional feeding group categories as in Tachet et al. (2010).*

Functional Feeding Groups					
Scraper	Collector-Gatherer	Collector-Filterer	Shrimp shredder	Insect Shredder	Predator
Siphonuridae	Chironominae	Hydropsychidae	<i>Crangonyx</i>	<i>Glyphotaelius</i>	Aeshnidae
Ameletidae	Orhtocladinae	Sphaeridae	<i>Gammarus</i>	<i>Stenophylax</i>	Coenagrionidae
	Tanytarsini		<i>Asellus</i>	<i>Oligostomis</i>	<i>Erpobdella</i>
	Oligochaeta			<i>Limnephilus</i>	<i>Glossiphonia</i>
				<i>Capnia</i>	<i>Sialis</i>
				<i>Nemoura</i>	Tanypodinae
					<i>Plectrocnemia</i>







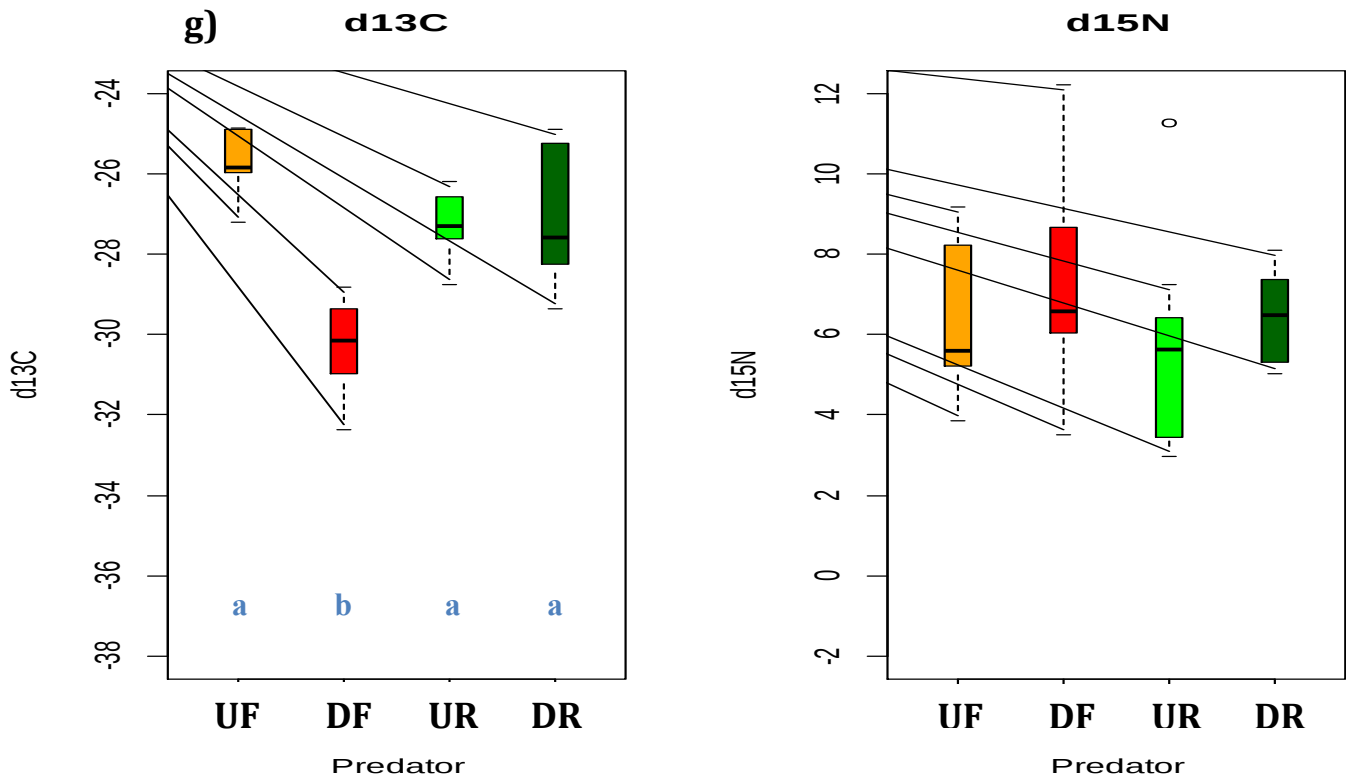


Figure S2. Box plots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios of (a) whole invertebrate communities, (b) scraper, (c) collector-filterer, (d) collector gatherer and (e) shrimp-shredder, (f) insect-shredder and (g) predator invertebrate functional feeding groups among sites (orange=upstream fishpond; red=downstream fishpond; green=upstream reference; dark green=downstream reference)

Table S8. *Model relative contribution (%) of leaf litter, biofilm and bryophytes to shredders and consumers at headwater sampling sites. Values derived from the SIAR mixing model. 95% credibility limits are presented in parentheses.*

Functional feeding group	Source	Pooled reference sites (PRS)	Downstream fishpond site (DFS)
Scrapers	Biofilm	30 (9 - 50)	-
	Leaf litter	5 (0 - 14)	-
	SOM	24 (6 - 41)	-
	Bryophytes	40 (34 - 46)	-
	Mud	2 (0 - 6)	-
Collector-gatherer	Biofilm	27 (3 - 49)	7 (0 - 19)
	Leaf litter	6 (0 - 13)	47 (26 - 69)
	SOM	66 (41 - 89)	42 (12 - 69)
	Mud	2 (0 - 5)	4 (0 - 12)
Collector-filterers	Biofilm	25 (0 - 52)	39 (23 - 56)
	Leaf litter	26 (0 - 53)	14 (0 - 29)
	SOM	33 (1 - 64)	39 (8 - 68)
	Mud	16 (0 - 37)	8 (0 - 21)
Shrimp-shredders	Biofilm	12 (0 - 36)	6 (0 - 17)
	Leaf litter	7 (0 - 19)	54 (38 - 71)
	SOM	79 (52 - 98)	34 (10 - 53)
	Mud	3 (0 - 7)	5 (0 - 15)
Insect-shredders	Biofilm	6 (0 - 18)	8 (0 - 19)
	Leaf litter	9 (0 - 22)	45 (29 - 61)
	SOM	82 (64 - 97)	44 (18 - 65)
	Mud	3 (0 - 8)	4 (0 - 12)
Predators	Biofilm	25 (0 - 59)	21 (0 - 38)
	Leaf litter	3 (0 - 10)	29 (5 - 51)
	SOM	70 (36 - 98)	43 (8 - 85)
	Mud	1 (0 - 4)	7 (0 - 20)

BIBLIOGRAPHIE

- Abdi H. (2003) *PLS-Regression; Multivariate analysis.*, Encyclopedia for research methods for the social sciences. M. Lewis-Beck, A. Bryman, & T. Futing.
- Abelho M. (2001) From Litterfall to Breakdown in Streams: A Review. *The Scientific World Journal* 1, 656–680.
- Abelho M. & Graça M.A.S. (1996) Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* 324, 195–204.
- Acuña V., Datry T., Marshall J., Barceló D., Dahm C.N., Ginebreda A., *et al.* (2014) Why should we care about temporary waterways? *Science* 343, 1080–1081.
- Acuña V., Muñoz I., Giorgi A., Omella M., Sabater F. & Sabater S. (2005) Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society* 24, 919–933.
- Adams G.A. & Wall D.H. (2000) Biodiversity above and below the surface of soils and sediments: linkages and implications for global change. *BioScience* 50, 1043–1048.
- Agreste Lorraine (2014) Annuaire 2014 de la statistique agricole: résultat 2013. *Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt*. Disponible sur : <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/R4114A16.pdf>. (consulté en décembre 2016)
- Akaike H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. B. N. Petrov and F. Csaki (eds.). 2nd International Symposium on Information Theory, 267–281, Budapest: Akademiai Kiado.
- Alexander R.B., Boyer E.W., Smith R.A., Schwarz G.E. & Moore R.B. (2007) The Role of Headwater Streams in Downstream Water Quality: The Role of Headwater Streams in Downstream Water Quality. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 43, 41–59.
- Angelier E. (2000) *Ecologie des eaux courantes*. Lavoisier. Tec & Doc. 198 p.
- Arce Funck J., Bec A., Perrière F., Felten V. & Danger M. (2015) Aquatic hyphomycetes: a potential source of polyunsaturated fatty acids in detritus-based stream food webs. *Fungal Ecology* 13, 205–210.
- Aristi I., Arroita M., Larrañaga A., Ponsatí L., Sabater S., von Schiller D., *et al.* (2014) Flow regulation by dams affects ecosystem metabolism in Mediterranean rivers. *Freshwater Biology* 59, 1816–1829.
- Arscott D.B., Larned S., Scarsbrook M.R. & Lambert P. (2010) Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 530–545.
- Arsuffi T.L. & Suberkropp K. (1985) Selective Feeding by Stream Caddisfly (Trichoptera) Detritivores on Leaves with Fungal-Colonized Patches. *Oikos* 45, 50–58.
- Aubin J., Rey-Valette H., Mathé S., Legendre M., Slembrouck J., Chia E., *et al.* (2014) Guide de mise en œuvre de l'intensification écologique pour les systèmes aquacoles. Inra-Rennes. 131 p.
- Azevedo-Pereira H.V.S., Graça M.A.S. & González J.M. (2006) Life History of *Lepidostoma hirtum* in an Iberian Stream and its Role in Organic Matter Processing. *Hydrobiologia* 559, 183–192.

- Baldy V., Chauvet E., Charcosset J.-Y. & Gessner M.O. (2002) Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the mainstem and floodplain pond of a large river. *Aquatic Microbial Ecology* 28, 25–36.
- Baldy V., Gobert V., Guerold F., Chauvet E., Lambrigt D. & Charcosset J.-Y. (2007) Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biology* 52, 1322–1335.
- Banas D. (2011) Dynamique des éléments particuliers et dissous en milieux aquatiques lenticques peu profonds. Institut National Polytechnique de Lorraine. Habilitation à diriger des recherches.
- Banas D. (2001) Flux de matière en étangs piscicoles extensifs : Rétention, Sédimentation, Exportation. Université de Metz, Metz. Thèse de doctorat. 274 p.
- Banas D. & Masson G. (2003) New plate sediment traps for lentic systems. *Archiv für Hydrobiologie* 158, 283–288.
- Banas D., Masson G., Leglize L. & Pihan J.-C. (2002a) Discharge of sediments, nitrogen (N) and phosphorus (P) during the emptying of extensive fishponds: effect of rain-fall and management practices. *Hydrobiologia* 472, 29–38.
- Banas D., Masson G., Leglize L. & Pihan J.-C. (2002b) Temporal variations of sedimentation in shallow freshwater systems. *Archiv. Hydrobiol.* 153 (4): 623–634.
- Banas D., Masson G., Leglize L., Usseglio-Polatera P. & Boyd C.E. (2008) Assessment of sediment concentration and nutrient loads in effluents drained from extensively managed fishponds in France. *Environmental Pollution* 152, 679–685.
- Barbe J., Schlumberger O. & Bouretz N. (2000) Évaluation de la production piscicole potentielle des étangs. *Ingénieries-EAT*, n° 22, 14 p.
- Bärlocher F. (2009) Reproduction and dispersal in aquatic hyphomycetes. *Mycoscience* 50, 3–8.
- Bärlocher F. & Kendrick B. (1975) Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* Amphipoda feeding on fungal mycelium or autumn shed leaves. *Oikos* 26, 55–59.
- Barmuta L., Watson A., Clarke A. & Clapcott J. (2009) The importance of head water streams. *Waterlines report, National Water Commission, Canberra*.
- Bartout P. (2012) « Les étangs du Limousin : des zones humides face au développement durable ». *Editions les Monédières*. Brive-la-Gaillarde. 250 p.
- Bartout P. & Touchart L. (2013) « L'inventaire des plans d'eau français : outil d'une meilleure gestion des eaux de surface ». *Annales de géographie* 691, 266–289.
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. & MacLeod H. (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73, 1007–1012.
- Bec A., Perga M.-E., Koussoroplis A., Bardoux G., Desvillettes C., Bourdier G., *et al.* (2011) Assessing the reliability of fatty acid-specific stable isotope analysis for trophic studies: FA-SIA in *Daphnia*. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 651–659.
- Benfield E.F. (1997) Comparison of litterfall input to streams. *Journal of the North American Benthological Society* 16, 104–108.

- Benke A.C., Huryn A.D., Smock L.A. & Wallace J.B. (1999) Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* 18 (3), 308–343.
- Berge J. (1995) Reassessment of lipid composition of the diatom, *Skeletonema costatum*. *Phytochemistry* 39, 1017–1021.
- Berggren M., Laudon H., Jonsson A. & Jansson M. (2010) Nutrient Constraints on Metabolism Affect the Temperature Regulation of Aquatic Bacterial Growth Efficiency. *Microbial Ecology* 60, 894–902.
- Bernard C. (2008) L'étang, l'homme et l'oiseau : incidences des modes de gestion des étangs piscicoles sur les ceintures de végétation et l'avifaune nicheuse en Sologne, Brenne, Bresse, Territoire de Belfort et Champagne humide. Ecole normale supérieure - Lettres et sciences humaines, Lyon. 631 p.
- Bernot M.J., Sobota D.J., Hall R.O., Mulholland P.J., Dodds W.K., Webster J.R., *et al.* (2010) Inter-regional comparison of land-use effects on stream metabolism: Inter-regional stream metabolism. *Freshwater Biology* 55, 1874–1890.
- Billard R. (2010) Derrière chez moi, y'a un étang. Les étangs, textes d'hier, regards d'aujourd'hui et de demain. *Quae*. 304 p.
- Billard R. (1980) La polyculture en étang. In: La pisciculture en étang.. *INRA, Paris*. 439 p.
- Billard R. (1995) Les carpes : biologie et élevage. *Quae*. 387p.
- Birk S., Bonne W., Borja A., Brucet S., Courrat A., Poikane S., *et al.* (2012) Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 18, 31–41.
- Bishop K., Buffam I., Erlandsson M., Fölster J., Laudon H., Seibert J., *et al.* (2008) Aqua Incognita: the unknown headwaters. *Hydrological Processes* 22, 1239–1242.
- Blayac T., Mathé S., Rey-Valette H. & Fontaine P. (2014) Perceptions of the services provided by pond fish farming in Lorraine (France). *Ecological Economics* 108, 115–123.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A. & James A.C. (2011) On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42, 411–440.
- Bond N.R., Lake P.S. & Arthington A.H. (2008) The impacts of drought on freshwater ecosystems: an Australian perspective. *Hydrobiologia* 600, 3–16.
- Boulton A. (1991) Eucalypt leaf decomposition in an intermittent stream in south-eastern Australia. *Hydrobiologia* 211, 123–136.
- Boulton A. & Lake P.S. (1992) The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27, 123–138.
- Boulton A.J. (2003) Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48, 1173–1185.
- Boulton A.J., Boyero L., Covich A. P., Dobson M., Lake S., Pearson R. (2008) Are tropical streams ecologically different from temperate streams? *Tropical Stream Ecology* (Ed.: D. Dudgeon), Academic Press, Amsterdam.

- Boyero L., Pearson R.G., Dudgeon D., Graça M.A.S., Gessner M.O., ALBARINO R.J., *et al.* (2011) Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92, 1839–1848.
- Boyero L., Pearson R.G., Hui C., Gessner M.O., Pérez J., Alexandrou M.A., *et al.* (2016) Biotic and abiotic variables influencing plant litter breakdown in streams: a global study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20152664.
- Bray J.R. & Curtis J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325–349.
- Bredenhand E. & Samways M.J. (2009) Impact of a dam on benthic macroinvertebrates in a small river in a biodiversity hotspot: Cape Floristic Region, South Africa. *Journal of Insect Conservation* 13, 297–307.
- Brett M. (2014) Resource polygon geometry predicts Bayesian stable isotope mixing model bias. *Marine Ecology Progress Series* 514, 1–12.
- Brett M.T., Kainz M.J., Taipale S.J. & Seshan H. (2009) Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 21197–21201.
- Brock T.C.M. & Budde B.J. (1994) On the choice of structural parameters and endpoints to indicate responses of freshwater ecosystems to pesticide stress. In: *Freshwater field tests for hazard assessment of chemicals* / Hill, I.R., Heimbach, F., Leeuwangh, P. pp. 19–56. Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
- Bundschuh M., Zubrod J.P., Kosol S., Maltby L., Stang C., Duester L., *et al.* (2011) Fungal composition on leaves explains pollutant-mediated indirect effects on amphipod feeding. *Aquatic Toxicology* 104, 32–37.
- Bunn S.E. & Arthington A.H. (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management* 30, 492–507.
- Bunn S.E., Davies P.M. & Mosisch T.D. (1999) Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology* 41, 333–345.
- Camargo J.A., Gonzalo C. & Alonso Á. (2011) Assessing trout farm pollution by biological metrics and indices based on aquatic macrophytes and benthic macroinvertebrates: A case study. *Ecological Indicators* 11, 911–917.
- Canadell J.G., Pataki D.E. & Pitelka L. eds (2007) Terrestrial ecosystems in a changing world. *Springer, Berlin ; New York*. 336 p.
- Canhoto C. & Graça M.A.S. (1999) Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing Eucalyptus globulus. *Microbial Ecology* 37, 163–172.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., *et al.* (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Casas J.J., Zamora-Munoz C., Archila F. & Alba-Tercedor J. (2000) The effect of a headwater dam on the use of leaf bags by invertebrate communities. *Regulated Rivers Research & Management* 16, 577–591.

- Castela J., Ferreira V. & Graça M.A.S. (2008) Evaluation of stream ecological integrity using litter decomposition and benthic invertebrates. *Environmental Pollution* 153, 440–449.
- de Castro D.M.P., de Carvalho D.R., dos Santos Pompeu P., Moreira M.Z., Nardoto G.B. & Callisto M. (2016) Land Use Influences Niche Size and the Assimilation of Resources by Benthic Macroinvertebrates in Tropical Headwater Streams. *PloS one* 11, e0150527.
- Caut S., Angulo E. & Courchamp F. (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46, 443–453.
- Cébron A., Norini M.-P., Beguiristain T. & Leyval C. (2008) Real-Time PCR quantification of PAH-ring hydroxylating dioxygenase (PAH-RHD α) genes from Gram positive and Gram negative bacteria in soil and sediment samples. *Journal of Microbiological Methods* 73, 148–159.
- Chambre Régional d'Agriculture Lorraine (2005) Pisciculture d'étang. Disponible sur : <http://cra-lorraine.fr/fichiers/div-pisciculture-etang.pdf> (consulté en Novembre 2015)
- Chambre Régionale d'Agriculture de Lorraine – service Agronomie (1988) Atlas des sols de Lorraine. <http://www.cra-lorraine.fr/index.php?page=057&article=14> (consulté en mars 2017)
- Chapin III F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242.
- Chary K. (2013) Analyse écosystémique des étangs, cas de la Lorraine. 85 p.
- Christensen M.R., Graham M.D., Vinebrooke R.D., Findlay D.L., Paterson M.J. & Turner M.A. (2006) Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Global Change Biology* 12, 2316–2322.
- Christensen N.L., Bartuska A.M., Brown J.H., Carpenter S., D'Antonio C., Francis R., *et al.* (1996) The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Applications* 6, 665–691.
- Chung N. & Suberkropp K. (2009) Contribution of fungal biomass to the growth of the shredder, *Pycnopsyche gentilis* (Trichoptera: Limnephilidae). *Freshwater Biology* 54, 2212–2224.
- Cizel O. (2010) Groupe d'histoire des zones humides (2010) : Protection et gestion des espaces humides et aquatiques, Guide juridique d'accompagnement des bassins de Rhône-Méditerranée et de Corse, Agence de l'eau RM&C, *Pôle relais lagunes méditerranéennes*. 566 p.
- Clarke A., Mac Nally R., Bond N. & Lake P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* 53, 1707–1721.
- Clarke K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18, 117–143.
- Cogo G., Biasi C. & Santos S. (2014) The effect of the macroconsumer *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda) on the invertebrate community in a subtropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia*.
- Coignet A. (2015) Stratégies d'action et lutte contre l'Ecrevisse rouge de Louisiane (*Procambarus clarkii*) au sein du territoire du Parc naturel régional de la Brenne. In: Mieux comprendre les étangs. Expériences nationales et internationales. Du Berry Limousin à l'Europe Orientale, *Les Monédières*. pp. 162–170. Touchart, L. ; Bartout P. ; Motchalova O.

Colas F., Baudoin J.-M., Danger M., Usseglio-Polatera P., Wagner P. & Devin S. (2013) Synergistic impacts of sediment contamination and dam presence on river functioning: Multiple stressors impacts associated with dams. *Freshwater Biology* 58, 320–336.

Collins A.L. & Anthony S.G. (2008) Assessing the likelihood of catchments across England and Wales meeting “good ecological status” due to sediment contributions from agricultural sources. *Environmental Science and Policy* 11, 163–170.

Corti R. & Datry T. (2012) Invertebrates and sestonic matter in an advancing wetted front travelling down a dry river bed (Albarine, France). *Freshwater Science* 31, 1187–1201.

Corti R., Datry T., Drummond L. & Larned S.T. (2011) Natural variation in immersion and emersion affects breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in a temporary river. *Aquatic Sciences* 73, 537–550.

Costantini M.L., Calizza E. & Rossi L. (2014) Stable isotope variation during fungal colonisation of leaf detritus in aquatic environments. *Fungal Ecology* 11, 154–163.

Cross W.F., Wallace J.B., Rosemond A.D. & Eggert S.L. (2006) Whole-system nutrient enrichment increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology* 87, 1556–1565.

Cucherousset J. & Villéger S. (2015) Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators* 56, 152–160.

Cummins K.W. & Klug M.J. (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 147–172.

Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B. & Taliaferro W.B. (1989) Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39, 24–30.

Dang C.K., Chauvet E. & Gessner M.O. (2005) Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships: Fungal diversity and litter decomposition. *Ecology Letters* 8, 1129–1137.

Danger M., Arce Funck J., Devin S., Heberle J. & Felten V. (2013a) Phosphorus content in detritus controls life-history traits of a detritivore. *Functional Ecology* 27, 807–815.

Danger M., Cornut J., Chauvet E., Chavez P., Elger A. & Lecerf A. (2013b) Benthic algae stimulate leaf litter decomposition in detritus-based headwater streams: a case of aquatic priming effect? *Ecology* 94, 1604–1613.

Dangles O., Gessner M.O., Guerold F. & Chauvet E. (2004) Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology* 41, 365–378.

Dangles O. & Malmqvist B. (2004) Species richness-decomposition relationships depend on species dominance: Biodiversity and dominance in ecosystems. *Ecology Letters* 7, 395–402.

Datry T. (2012) Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events: River drying and temporary river invertebrates. *Freshwater Biology* 57, 563–574.

Datry T. (Initiator) (2016) The 1000 intermittent rivers project - An international initiative to gain understanding on the ecology of intermittent rivers. Disponible sur : http://1000_intermittent_rivers_project.irstea.fr/ (consulté en Août 2016)

- Datry T., Corti R., Claret C. & Philippe M. (2011) Flow intermittence controls leaf litter breakdown in a French temporary alluvial river: the “drying memory.” *Aquatic Sciences* 73, 471–483.
- Datry T., Corti R. & Philippe M. (2012) Spatial and temporal aquatic–terrestrial transitions in the temporary Albarine River, France: responses of invertebrates to experimental rewetting. *Freshwater Biology* 57, 716–727.
- Datry T., Larned S.T. & Tockner K. (2014) Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience* 64, 229–235.
- Dieter D., von Schiller D., García-Roger E.M., Sánchez-Montoya M.M., Gómez R., Mora-Gómez J., *et al.* (2011) Preconditioning effects of intermittent stream flow on leaf litter decomposition. *Aquatic Sciences* 73, 599–609.
- Dieterich M. & Anderson N.H. (1995) Life cycles and food habits of mayflies and stoneflies from temporary streams in western Oregon. *Freshwater Biology* 34, 47–60.
- Doucett R.R., Marks J.C., Blinn D.W., Caron M. & Hungate B.A. (2007) Measuring terrestrial subsidies to aquatic food webs using stable isotopes of hydrogen. *Ecology* 88, 1587–1592.
- Duarte S., Pascoal C., Alves A., Correia A. & Cássio F. (2010) Assessing the dynamic of microbial communities during leaf decomposition in a low-order stream by microscopic and molecular techniques. *Microbiological Research* 165, 351–362.
- Duarte S., Pascoal C. & Cássio F. (2004) Effects of zinc on leaf decomposition by fungi in streams: studies in microcosms. *Microbial ecology* 48, 366–374.
- Dubois S. (2012) Composition et transfert trophique de la matière organique particulaire dans le bassin d’Arcachon. Université de Bordeaux 1, Bordeaux. Thèse de doctorat 214 p.
- von Einem J. & Granéli W. (2010) Effects of fetch and dissolved organic carbon on epilimnion depth and light climate in small forest lakes in southern Sweden. *Limnology and Oceanography* 55, 920–930.
- Elosegi A., Díez J. & Mutz M. (2010) Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia* 657, 199–215.
- Elosegi A. & Sabater S. (2013) Effects of hydromorphological impacts on river ecosystem functioning: a review and suggestions for assessing ecological impacts. *Hydrobiologia* 712, 129–143.
- Etablissement Public du Bassin de la Vienne (2010) Gestion des étangs : l’effacement; une solution à envisager. *Agence de l’Eau Loire-Bretagne*. Disponible sur : http://www.eau-loire-bretagne.fr/les_rendez-vous_de_leau/les_rencontres/rencontres_2010/6-Effacement_etang.pdf (consulté en juillet 2016)
- European Environment Agency (2012) European waters: current status and future challenges ; synthesis. European Environment Agency [u.a.], Copenhagen. 51 p.
- Fagan W. (2002) Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83, 3243–3249.

- Ferreira V., Castagneyrol B., Koricheva J., Gulis V., Chauvet E. & Graça M.A.S. (2015) A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams: Nutrient enrichment and litter decomposition. *Biological Reviews* 90, 669–688.
- Ferreira V. & Chauvet E. (2011) Future increase in temperature more than decrease in litter quality can affect microbial litter decomposition in streams. *Oecologia* 167, 279–291.
- Fiener P. & Auerswald K. (2009) Effects of Hydrodynamically Rough Grassed Waterways on Dissolved Reactive Phosphorus Loads Coming from Agricultural Watersheds. *Journal of Environment Quality* 38, 548.
- Filière Lorraine d'Aquaculture Continentale (2016). Disponible sur : <http://www.flacaqua.fr/aquaculture.php> (consulté en Novembre 2016)
- Findlay S., Tank J., Dye S., Valett H.M., Mulholland P.J., McDowell W.H., *et al.* (2002) A cross-system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams. *Microbial Ecology* 43, 55–66.
- Finlay J.C. (2004) Patterns and controls of lotic algal stable carbon isotope ratios. *Limnology and Oceanography* 49, 850–861.
- Finlay J.C. (2001) Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology* 82, 1052–1064.
- Finlay J.C. & Kendall C. (2007) Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. *Stable isotopes in ecology and environmental science* 2, 283–333.
- Fisher S.G. & Likens G.E. (1973) Energy Flow in Bear Brook, New Hampshire: An Integrative Approach to Stream Ecosystem Metabolism. *Ecological Monographs* 43, 421–439.
- Flores L., Banjac Z., Farré M., Larrañaga A., Mas-Martí E., Muñoz I., *et al.* (2014) Effects of a fungicide (imazalil) and an insecticide (diazinon) on stream fungi and invertebrates associated with litter breakdown. *Science of The Total Environment* 476–477, 532–541.
- Food and Agriculture Organization (FAO) (1984) Manuel pour les animateurs piscicoles en RCA. Haut Commissariat Chargé des Eaux, Forêts, Chasses, Pêche et du Tourisme. *Project CAF/80/002*.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations & Fisheries and Aquaculture Department (FAO) (2014) The State of world fisheries and aquaculture: opportunities and challenges. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Frampton G.K. & Dorne J.L.C.M. (2007) The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 44, 362–373.
- Fry B. (2013) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series* 472, 1–13.
- Fry B. (2008) Stable Isotope Ecology, 3rd Edition. *Springer*.
- Gaillard J. (2014) Rôle des étangs de barrage dans la dynamique des micropolluants en têtes de bassins versants. Université de Lorraine, Nancy. Thèse de doctorat. 180 p.

- Gaillard J., Thomas M., Iuretig A., Pallez C., Feidt C., Dauchy X., *et al.* (2016a) Barrage fishponds: Reduction of pesticide concentration peaks and associated risk of adverse ecological effects in headwater streams. *Journal of Environmental Management* 169, 261–271.
- Gaillard J., Thomas M., Lazartigues A., Bonnefille B., Pallez C., Dauchy X., *et al.* (2016b) Potential of barrage fish ponds for the mitigation of pesticide pollution in streams. *Environmental Science and Pollution Research* 23, 23–35.
- Galloway J.N., Aber J.D., Erisman J.W., Seitzinger S.P., Howarth R.W., Cowling E.B., *et al.* (2003) The nitrogen cascade. *Bioscience* 53, 341–356.
- García-Palacios P., McKie B.G., Handa I.T., Frainer A. & Hättenschwiler S. (2016) The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: a comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes. *Functional Ecology* 30, 819–829.
- Gaudes A., Artigas J., Romaní A.M., Sabater S. & Muñoz I. (2009) Contribution of microbial and invertebrate communities to leaf litter colonization in a Mediterranean stream. *Journal of the North American Benthological Society* 28, 34–43.
- Gessner M.O. & Chauvet E. (2002) A Case for Using Litter Breakdown to Assess Functional Stream Integrity. *Ecological Applications* 12, 498–510.
- Gessner M.O. & Chauvet E. (1993) Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology* 59, 502–507.
- Gessner M.O. & Chauvet E. (1997) Growth and production of aquatic hyphomycetes in decomposing leaf litter. *Limnology and Oceanography* 42, 493–505.
- Gessner M.O. & Chauvet E. (1994) Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75, 1807–1817.
- Gessner M.O., Chauvet E. & Dobson M. (1999) A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85, 377–384.
- Gomi T., Sidle R.C. & Richardson J.S. (2002) Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems Headwaters differ from downstream reaches by their close coupling to hillslope processes, more temporal and spatial variation, and their need for different means of protection from land use. *BioScience* 52, 905–916.
- Gönczöl J., Csontos P. & Révay Á. (2003) Catchment scale patterns of aquatic hyphomycetes. The role of physicochemical variables and substrate composition in structuring conidial communities. *Archiv für Hydrobiologie* 157, 249–266.
- González J.M. & Graça M.A.S. (2003) Conversion of leaf litter to secondary production by a shredding caddis-fly. *Freshwater Biology* 48, 1578–1592.
- González J.M., Mollá S., Roblas N., Descals E., Moya Ó. & Casado C. (2013) Small dams decrease leaf litter breakdown rates in Mediterranean mountain streams. *Hydrobiologia* 712, 117–128.
- Gordon N.D., McMahon T.A., Finlayson B., Gippel C.J. & Nathan R.J. (2004) *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists, 2nd Edition*. Wiley. 448 p.
- Graça M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - a review. *International Review of Hydrobiology* 86, 383–393.

- Graça M.A.S., Bärlocher F. & Gessner M.O. (2007) *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht.
- Graça M.A. & Canhoto C. (2006) Leaf litter processing in low order streams. *Limnetica* 25, 001–10.
- Graça M.A.S., Cressa C., Gessner T.M.O., Feio M.J., Callies K.A. & Barrios C. (2001) Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* 46, 947–957.
- Graça M.A.S., Ferreira V., Canhoto C., Encalada A.C., Guerrero-Bolaño F., Wantzen K.M., *et al.* (2015) A conceptual model of litter breakdown in low order streams: Litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100, 1–12.
- Gregoire C., Elsaesser D., Huguenot D., Lange J., Lebeau T., Merli A., *et al.* (2009) Mitigation of agricultural nonpoint-source pesticide pollution in artificial wetland ecosystems. *Environmental Chemistry Letters* 7, 205–231.
- Guilpart A. (2013) *Apports anthropiques et réseaux trophiques : réponses des cours d'eau soumis aux rejets de pisciculture intensive*. AgroCampus Ouest, Rennes. 224 p.
- Gulis V. & Suberkropp K. (2003a) Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquatic Microbial Ecology* 30, 149–157.
- Gulis V. & Suberkropp K. (2003b) Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater biology* 48, 123–134.
- Haapala A., Muotka T. & Markkola A. (2001) Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a boreal forest stream. *Journal of the North American Benthological Society* 20, 395–407.
- Halwas K.L., Church M. & Richardson J.S. (2005) Benthic assemblage variation among channel units in high-gradient streams on Vancouver Island, British Columbia. *Journal of the North American Benthological Society* 24, 478–494.
- Ham J., Toran L. & Cruz J. (2006) Effect of upstream ponds on stream temperature. *Environmental Geology* 50, 55–61.
- Handa I.T., Aerts R., Berendse F., Berg M.P., Bruder A., Butenschoen O., *et al.* (2014) Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509, 218–221.
- Hayden B., McWilliam-Hughes S.M. & Cunjak R.A. (2016) Evidence for limited trophic transfer of allochthonous energy in temperate river food webs. *Freshwater Science* 35, 544–558.
- Heard S.B. & Richardson J.S. (1995) Shredder-Collector Facilitation in Stream Detrital Food Webs: Is There Enough Evidence? *Oikos* 72, 359.
- Hedges L.V., Gurevitch J. & Curtis P.S. (1999) The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology. *Ecology* 80, 1150–1156.
- Heino J., Muotka T. & Paavola R. (2003) Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of animal ecology* 72, 425–434.

- Hieber M. & Gessner M.O. (2002) Contribution of Stream Detrivores, Fungi, and Bacteria to Leaf Breakdown Based on Biomass Estimates. *Ecology* 83, 1026–1038.
- Huet M. (1949) Appréciation de la valeur piscicole des eaux douces. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Groenendaal. Série, D* Vol 10, 55 p.
- Huet M. (1970) Traité de Pisciculture, Quatrième édition. *Ch. de Wyngaert, Bruxelles*.
- Hughes G., Lord E., Wilson L., Gooday R. & Anthony S. (2008) Updating Previous Estimates of the Load and Source Apportionment of Nitrogen to Waters in the UK. *Defra Project: WQ0111*, 104 p.
- Illies J. & Botosaneanu L. (1963) Problème et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 12, 1–57.
- Imfeld G., Braeckevelt M., Kuschik P. & Richnow H.H. (2009) Monitoring and assessing processes of organic chemicals removal in constructed wetlands. *Chemosphere* 74, 349–362.
- Ippolito A., Todeschini R. & Vighi M. (2012) Sensitivity assessment of freshwater macroinvertebrates to pesticides using biological traits. *Ecotoxicology* 21, 336–352.
- IUCN - Freshwater biodiversity (2016). Disponible sur : <https://www.iucn.org/theme/species/our-work/freshwater-biodiversity> (consulté en Octobre 2016)
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. & Bearhop S. (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602.
- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R. & Beyer K. (2005) Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series* 287, 251–253.
- Jalon D., Garcia D., Sanchez P. & Camargo J.A. (1994) Downstream effects of a new hydropower impoundment on macrophyte, macroinvertebrate and fish communities. *Regulated Rivers: Research & Management* 9, 253–261.
- Johnson S.L. (2004) Factors influencing stream temperatures in small streams: substrate effects and a shading experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 913–923.
- Jonsson M., Malmqvist B. & Hoffsten P.-O. (2001) Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshwater Biology* 46, 161–171.
- Joulin, A. (2006) Les produits phytosanitaires utilisés par l'agriculture lorraine. Résultats de l'enquête réalisée auprès des distributeurs lorrains sur la campagne 2004/2005. Disponible sur : http://draaf.lorraine.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/06_55_Les_produits_phyto_utilises_par_l_agriculture_lorraine_2004_2005_cle0b11a1.pdf (consulté en Août 2014)
- Karr J.R. (1991) Biological integrity: A long-neglected aspect of water resource management. *Ecological applications* 1, 66–84.
- Kelly J. & Scheibling R. (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series* 446, 1–22.

- Kiffney P.M., Richardson J.S. & Bull J.P. (2004) Fluvial and epilithic organic matter dynamics in headwater streams of southwestern British Columbia, Canada. *Arch. Hydrobiol.* 149, 109–129.
- Kiffney P.M., Richardson J.S. & Bull J.P. (2003) Responses of periphyton and insects to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *Journal of Applied Ecology* 40, 1060–1076.
- King K.W., Smiley P.C. & Fausey N.R. (2009) Hydrology of channelized and natural headwater streams / Hydrologie de cours d'eau recalibrés et naturels de tête de bassin. *Hydrological Sciences Journal* 54, 929–948.
- Kneitel J.M. & Chase J.M. (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7, 69–80.
- Kreeger D.A., Goulden C.E., Kilham S.S., Lynn S.G., Datta S. & Interlandi S.J. (1997) Seasonal changes in the biochemistry of lake seston. *Freshwater Biology* 38, 539–554.
- Kreuger J. (1998) Pesticides in stream water within an agricultural catchment in southern Sweden, 1990-1996. *Science of The Total Environment* 216, 227–251.
- Kunz M.J., Wuest A., Wehrli B., Landert J. & Senn D.B. (2011) Impact of large tropical reservoir on riverine transport of sediment, carbon, and nutrients to downstream wetlands. *Water Resources Research* 47, W12531.
- Laas A., Nõges P., Kõiv T. & Nõges T. (2012) High-frequency metabolism study in a large and shallow temperate lake reveals seasonal switching between net autotrophy and net heterotrophy. *Hydrobiologia* 694, 57–74.
- Lagrange C., Kominoski J.S., Danger M., Baudoin J.-M., Lamothe S., Lambrigot D., *et al.* (2011) Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover: Experimental shading and litter breakdown dynamics. *Freshwater Biology* 56, 2059–2069.
- Larned S.T., Datry T., Arscott D.B. & Tockner K. (2010) Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55, 717–738.
- Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., *et al.* (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562.
- Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G. & Post D.M. (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48.
- Lazartigues A. (2010) *Pesticides et polyculture d'étang : de l'épandage sur le bassin versant aux résidus dans la chair de poisson*. Université de Lorraine, Nancy.
- Lazartigues A., Banas D., Feidt C., Brun-Bellut J. & Thomas M. (2012) Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in Northeastern France Part I: site characterization and water quality. *Environmental Science and Pollution Research* 19, 2802–2812.
- Lazartigues A., Thomas M., Cren-Olivé C., Brun-Bellut J., Le Roux Y., Banas D., *et al.* (2013a) Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in Northeastern France. Part II: residues of 13 pesticides in water, sediments, edible fish and their relationships. *Environmental Science and Pollution Research* 20, 117–125.

- Lazartigues A., Banas D., Feidt C., Brun-Bellut J., Gardeur J.-N., Le Roux Y., *et al.* (2013b) Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in northeastern France. Part III: how management can affect pesticide profiles in edible fish? *Environmental Science and Pollution Research* 20, 126–135.
- Le Bihan J. & Font M. (2008) Synthèses sur les zones humides françaises, à destination des gestionnaires, élus et acteurs de terrain. Pôles relais Zones Humides. 62 p.
- Le Louarn, H. & Bertru G. (1991) Influence des élevages extensifs en étang sur les rivières. *Revue des sciences de l'eau* 4, 315–327.
- Le Quéré G. & Marcel J. (1999) La pisciculture d'étangs française. Rapport de l'Institut Technique de l'Aviculture. ITAVI, Paris.
- Leberfinger K., Bohman I. & Herrmann J. (2010) Drought impact on stream detritivores: experimental effects on leaf litter breakdown and life cycles. *Hydrobiologia* 652, 247–254.
- Lecerf A. & Chauvet E. (2008) Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology* 9, 598–605.
- Lecerf A., Dobson M., Dang C.K. & Chauvet E. (2005) Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146, 432–442.
- Lecerf A. & Richardson J.S. (2010) Litter decomposition can detect effects of high and moderate levels of forest disturbance on stream condition. *Forest Ecology and Management* 259, 2433–2443.
- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M.O. & Chauvet E. (2007) Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* 88, 219–227.
- Leroy C.J. & Marks J.C. (2006) Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 51, 605–617.
- Liess M. & Ohe P.C.V.D. (2005) Analyzing effects of pesticides on invertebrate communities in streams. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24, 954–965.
- Liess M., Schäfer R.B. & Schriever C.A. (2008) The footprint of pesticide stress in communities—Species traits reveal community effects of toxicants. *Science of The Total Environment* 406, 484–490.
- Lindeman R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399–417.
- Loi n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques (2006) *LegiFrance*. Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000649171> (consulté en Juillet 2016)
- Loreau M., Naeem S. & Inchausti P. eds (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. *Oxford University Press*, Oxford. 294 p.
- MacDonald** L.H. & Coe D. (2007) Influence of headwater streams on downstream reaches in forested areas. *Forest Science* 53, 148–168.

- Mallory M.A. & Richardson J.S. (2005) Complex Interactions of Light, Nutrients and Consumer Density in a Stream Periphyton-Grazer (Tailed Frog Tadpoles) System. *Journal of Animal Ecology* 74, 1020–1028.
- Maltby L. & Hills L. (2008) Spray drift of pesticides and stream macroinvertebrates: Experimental evidence of impacts and effectiveness of mitigation measures. *Environmental Pollution* 156, 1112–1120.
- Marcarelli A.M., Baxter C.V., Mineau M.M. & Hall R.O. (2011) Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology* 92, 1215–1225.
- Martínez A., Larrañaga A., Basaguren A., Pérez J., Mendoza-Lera C. & Pozo J. (2013) Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: from structural changes to functional implications. *Hydrobiologia* 711, 31–42.
- Maseke F.O., Kitaka N., Kipkemboi J., Gettel G.M., Irvine K. & McClain M.E. (2014) Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshwater Science* 33, 435–450.
- Mathé S. & Rey-Valette H. (2015) Local Knowledge of Pond Fish-Farming Ecosystem Services: Management Implications of Stakeholders' Perceptions in Three Different Contexts (Brazil, France and Indonesia). *Sustainability* 7, 7644–7666.
- Mathuriau C. & Chauvet E. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21, 384–396.
- Mazzia C., Pasquet A., Caro G., Thénard J., Cornic J.-F., Hedde M., *et al.* (2015) The impact of management strategies in apple orchards on the structural and functional diversity of epigeal spiders. *Ecotoxicology* 24, 616–625.
- Mazzola A. & Sarà G. (2001) The effect of fish farming organic waste on food availability for bivalve molluscs (Gaeta Gulf, Central Tyrrhenian, MED): stable carbon isotopic analysis. *Aquaculture* 192, 361–379.
- McArdle B.H. & Anderson M.J. (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82, 290–297.
- McCarthy J., Taylor W. & Taft J. (1984) Geothermal and cold springs faunas: inorganic carbon sources affect isotope values. *Mar. Biol* 65, 49–60.
- McIntyre, P.B., Flecker, A.S., Vanni, M.J., *et al.*, (2008) Fish distributions and nutrient cycling in streams: can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology* 89, 2335–2346. doi: 10.1890/07-1552.1
- Mendoza-Lera C., Larrañaga A., Pérez J., Descals E., Martínez A., Moya O., *et al.* (2012) Headwater reservoirs weaken terrestrial-aquatic linkage by slowing leaf-litter processing in downstream regulated reaches. *River Research and Applications* 28, 13–22.
- Menéndez M., Descals E., Riera T. & Moya O. (2012) Effect of small reservoirs on leaf litter decomposition in Mediterranean headwater streams. *Hydrobiologia* 691, 135–146.
- Merritt R. W. & Cummins K.W. (1996) An introduction to the aquatic insects of North America, 3rd edition. *Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa*.

- Meteo France (2011) Fiche climatologique: statistiques 1981-2010 et records. Château Salins.
- Méthot G., Hudon C., Gagnon P., Pinel-Alloul B., Armellin A. & Poirier A.-M.T. (2012) Macroinvertebrate size–mass relationships: how specific should they be? *Freshwater Science* 31, 750–764.
- Meybeck M. (1995) Global Distribution of Lakes. In : Physics and Chemistry of Lakes. A. LERMAN, D. IMBODEN and J. GAT, 1–35.
- Meyer J.L., Strayer D.L., Wallace J.B., Eggert S.L., Helfman G.S. & Leonard N.E. (2007) The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks¹: The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks. *Journal of the American Water Resources Association* 43, 86–103.
- Meziane T. & Tsuchiya M. (2000) Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 200, 49–57.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) ed. (2005) Ecosystems and human well-being: synthesis. *Island Press*, Washington, DC.
- Ministère de la Santé, de la Jeunesse, des Sports et de la Vie associative (2007) L'eau potable en France. 66p. Disponible sur : http://social-sante.gouv.fr/IMG/pdf/bilanqualite_05_06.pdf (consulté en Septembre 2016)
- Ministère de l'écologie et du développement durable (2005) Circulaire DE / SDAGF / BDE n°3 du 2 mars 2005 relative à la définition de la notion de cours d'eau. Disponible sur *LegiFrance* : http://circulaire.legifrance.gouv.fr/pdf/2009/03/cir_27441.pdf (consulté en Septembre 2016)
- Ministère de l'environnement et du développement durable et Agences de l'eau (2003) Système d'évaluation de la qualité de l'eau des cours d'eau. Rapport de présentation SEQ-Eau (V2). 40 p.
- Ministère de l'environnement de l'énergie et de la mer, PRZHi, Ramsar & ONB (2015) Lac, étangs, plans d'eau, mares et zones humides : quelles différences ? Disponible sur *EauFrance* : <http://www.zones-humides.eaufrance.fr/> (consulté en Juillet 2016)
- Mondy C.P., Villeneuve B., Archaimbault V. & Usseglio-Polatera P. (2012) A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: A taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators* 18, 452–467.
- Montoya J., Woodward G., Emmerson M.C. & Solé R.V. (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433.
- Mooney H.A. & Canadell J.G. (2001) The Earth System: biological and ecological dimensions of global environmental change. Encyclopedia of global environmental change. *Wiley*, London.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., Ruitter P.C., Dong Q., Hastings A., *et al.* (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity: Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584–600.
- Morrissey C.A., Mineau P., Devries J.H., Sanchez-Bayo F., Liess M., Cavallaro M.C., *et al.* (2015) Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: A review. *Environment International* 74, 291–303.

- Naeem S., Loreau M. & Inchausti P. (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework in Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. *Oxford University Press*. 314 p.
- Negishi J.N., Inoue M. & Nunokawa M. (2002) Effects of channelisation on stream habitat in relation to a space and flow refugia for macro-invertebrates in northern Japan. *Freshwater Biology* 47, 1515–1529.
- Nelson D. (2011) Gammarus-Microbial Interactions: A Review. *International Journal of Zoology* Vol 2011, 6 p.
- Nilsson S. (1964) Freshwater hyphomycetes. Taxonomy, morphology and ecology. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 18, 1–130.
- Nõges T., Luup H. & Feldmann T. (2010) Primary production of aquatic macrophytes and their epiphytes in two shallow lakes (Peipsi and Võrtsjärv) in Estonia. *Aquatic Ecology* 44, 83–92.
- Oertli B. & Frossard P.-A. (2013) Mares et étangs - Ecologie, gestion, aménagement et valorisation. Presses Polytechniques et universitaires romandes. 480 p.
- Office Nationale des Forêts (ONF) (2006) Directive régionale d'aménagement - Lorraine. 187 p.
- O'Geen A.T., Budd R., Gan J., Maynard J.J., Parikh S.J. & Dahlgren R.A. (2010) Mitigating Nonpoint Source Pollution in Agriculture with Constructed and Restored Wetlands. In: *Advances in Agronomy*. pp. 1–76. Elsevier.
- Oliver M.J., Velten J. & Mishler B.D. (2005) Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integrative and Comparative Biology* 45, 788–799.
- Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) (2015) Les têtes de bassin versant, un enjeu essentiel pour la ressource en eau. Disponible sur : <http://www.onema.fr/IMG/pdf/Rencontres36.pdf> (consulté en Août 2016)
- Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) (2010) Why is it needed to restore river continuity. Disponible sur : <http://www.onema.fr/IMG/EV/EV/plus/Continuit-cours-deau-UK.pdf> (consulté en Mai 2016)
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. (2010) Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5, e9672.
- Pascoal C. & Cássio F. (2004) Contribution of Fungi and Bacteria to Leaf Litter Decomposition in a Polluted River. *Applied and Environmental Microbiology* 70, 5266–5273.
- Passy P., Garnier J., Billen G., Fesneau C. & Tournebise J. (2012) Restoration of ponds in rural landscapes: Modelling the effect on nitrate contamination of surface water (the Seine River Basin, France). *Science of The Total Environment* 430, 280–290.
- Pedersen M.L. (2009) Effects of channelisation, riparian structure and catchment area on physical habitats in small lowland streams. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 174, 88–99.

- Perga M.-E. (2004) Etude de l'origine du carbone des réseaux trophiques lacustres à partir des compositions isotopiques du carbone et de l'azote des poissons et du zooplancton. Université de Savoie.
- Perkins M.J., McDonald R.A., van Veen F.J.F., Kelly S.D., Rees G. & Bearhop S. (2014) Application of Nitrogen and Carbon Stable Isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to Quantify Food Chain Length and Trophic Structure. *PLoS ONE* 9, e93281.
- Peters K., Bundschuh M. & Schäfer R.B. (2013) Review on the effects of toxicants on freshwater ecosystem functions. *Environmental Pollution* 180, 324–329.
- Petersen R.C. & Cummins K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4, 343–368.
- Peterson B. & Fry B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320.
- Peterson B.J., Wollheim W.M., Mulholland P.J., Webster J.R., Meyer J.L., Tank J.L., *et al.* (2001) Control of nitrogen export from watersheds by headwater streams. *Science* 292, 86–90.
- Pietro Montes M., Mondy C. & Usseglio-Polatera P. (2012) Le nouvel indice I2M2. Indice Invertébrés Multimétrique. Changement de la méthode d'évaluation des cours d'eau. Disponible sur <http://www.documentation.eaufrance.fr/notice/000000000139d8d285d7059ee814d005> : (consulté en Mars 2015)
- Pimm S.L., Russel G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M. (1995) The Future of Biodiversity. *Science, New Series* 269, 347–350.
- Pinet F. & Hélan C. (2015) La Caldésie à feuilles de parnassie. Une plante d'importance européenne dans les étangs de la Brenne (Indre - France) ; témoin possible d'une histoire des étangs. In: Mieux comprendre les étangs. Expériences nationales et internationales. Du Berry Limousin à l'Europe Orientale., *Les Monédières*. pp. 171–179. Touchart, L.; Bartout P.; Motchalova O.
- Pinna M. & Basset A. (2004) Summer drought disturbance on plant detritus decomposition processes in three River Tirso (Sardinia, Italy) sub-basins. *Hydrobiologia* 522, 311–319.
- Piscart C., Genoel R., Doledec S., Chauvet E. & Marmonier P. (2009) Effects of intense agricultural practices on heterotrophic processes in streams. *Environmental Pollution* 157, 1011–1018.
- Pitt K.A., Connolly R.M. & Meziane T. (2009) Stable isotope and fatty acid tracers in energy and nutrient studies of jellyfish: a review. *Hydrobiologia* 616, 119–132.
- Pokorný J. & Hauser V. (2002) The restoration of fish ponds in agricultural landscapes. *Ecological Engineering* 18, 555–574.
- Poole G.C. (2010) Stream hydromorphology as a physical science basis for advance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 12–25.
- Post D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718.
- Pringle C.M. (1997) Exploring how disturbance is transmitted upstream: going against the flow. *Journal of the north american Benthological society*, 425–438.

- Raczyńska M., Machula S., Choiński A. & Sobkowiak L. (2012) Influence of the fish pond aquaculture effluent discharge on abiotic environmental factors of selected rivers in Northwest Poland. *Acta Ecologica Sinica* 32, 160–164.
- Rajashekhar M. & Kaveriappa K.M. (2000) Effects of temperature and light on sporulation of aquatic hyphomycetes. *Hydrobiologia* 441, 149–153.
- Rajendran N., Suwa Y. & Urushigawa Y. (1993) Distribution of phospholipid ester-linked fatty acid biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. *Marine Chemistry* 42, 39–56.
- Rasmussen J.B. (2010) Estimating terrestrial contribution to stream invertebrates and periphyton using a gradient-based mixing model for $\delta^{13}\text{C}$. *Journal of Animal Ecology* 79, 393–402.
- Rasmussen J.J. (2012) Pesticide effects on the structure and function of stream ecosystems. Aarhus University. PhD Thesis.
- Rasmussen J.J., McKnight U.S., Loinaz M.C., Thomsen N.I., Olsson M.E., Bjerg P.L., *et al.* (2013) A catchment scale evaluation of multiple stressor effects in headwater streams. *Science of The Total Environment* 442, 420–431.
- Rasmussen J.J., Wiberg-Larsen P., Baattrup-Pedersen A., Monberg R.J. & Kronvang B. (2012) Impacts of pesticides and natural stressors on leaf litter decomposition in agricultural streams. *Science of The Total Environment* 416, 148–155.
- Richardson J.S. & Danehy R.J. (2007) A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *Forest Science* 53, 131–147.
- Richardson J.S., Naiman R.J., Swanson F.J. & Hibbs D.E. (2005) *Riparian communities associated with Pacific Northwest Headwater streams: assemblages, processes and uniqueness*. Wiley Online Library.
- Rincón J. & Santelloco R. (2009) Aquatic fungi associated with decomposing *Ficus* sp. leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 28, 416–425.
- Robinson C.T. & Gessner M.O. (2000) Nutrient addition accelerates leaf breakdown in an alpine springbrook. *Oecologia* 122, 258–263.
- Roche P.-A., Billen G., Bravard J.-P., Décamps H., Pannequin D., Vindimian E., *et al.* (2005) Les enjeux de recherche liés à la directive-cadre européenne sur l'eau. *Comptes Rendus Géoscience* 337, 243–267.
- Rodríguez-Lozano, P., Rieradevall, M., & Prat, N. (2016) Top predator absence enhances leaf breakdown in an intermittent stream. *Science of the Total Environment*, 572, 1123–1131. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.08.021.
- Rose M.T., Sanchez-Bayo F., Crossan A.N. & Kennedy I.R. (2006) Pesticide removal from cotton farm tailwater by a pilot-scale ponded wetland. *Chemosphere* 63, 1849–1858.
- Rosemond A.D., Pringle C.M. & Ramirez A. (1998) Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology* 39, 515–523.
- Sabater S., Timoner X., Borrego C. & Acuña V. (2016) Stream Biofilm Responses to Flow Intermittency: From Cells to Ecosystems. *Frontiers in Environmental Science* 4.

- Sanford S.E., Creed I.F., Tague C.L., Beall F.D. & Buttle J.M. (2007) Scale-dependence of natural variability of flow regimes in a forested landscape: natural variability of stream flows in forests. *Water Resources Research* 43, n/a-n/a.
- Sarà G. (2007) Ecological effects of aquaculture on living and non-living suspended fractions of the water column: A meta-analysis. *Water Research* 41, 3187–3200.
- Sarà G., Scilipoti D., Mazzola A. & Modica A. (2004) Effects of fish farming waste to sedimentary and particulate organic matter in a southern Mediterranean area (Gulf of Castellammare, Sicily): a multiple stable isotope study ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). *Aquaculture* 234, 199–213.
- Sauvanet J., Bourdier G., Jouve L., Bec A. & Desvillettes C. (2013) Feeding of pike larvae (*Esox lucius* L.) in an alluvial river backwater: fatty acid as markers of two organic matter flows. *Fundamental and Applied Limnology* 183, 337–350.
- Schäfer R.B., Caquet T., Siimes K., Mueller R., Lagadic L. & Liess M. (2007) Effects of pesticides on community structure and ecosystem functions in agricultural streams of three biogeographical regions in Europe. *Science of The Total Environment* 382, 272–285.
- Scheffer M. & van Nes E.H. (2007) Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584, 455–466.
- Scheffer M., Szabo S., Gragnani A., Van Nes E.H., Rinaldi S., Kautsky N., *et al.* (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the national academy of sciences* 100, 4040–4045.
- Schlesinger W.H. & Bernhardt E.S. (2013) Biogeochemistry: an analysis of global change, Third edition. *Elsevier/Academic Press, Amsterdam ; Boston*. 672 p.
- Schlumberger O. & Girard P. (2013) Mémento de pisciculture d'étang, Cinquième édition. Quae.
- Sridhar K.R. & Bärlocher F. (1993) Effect of temperature on growth and survival of five aquatic hyphomycetes. *Sydowia* 45, 377–387.
- Srivastava D.S. & Vellend M. (2005) Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant to Conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 267–294.
- Stead T.K., Schmid-Araya J.M. & Hildrew A.G. (2005) Secondary production of a stream metazoan community: Does the meiofauna make a difference? *Limnology and Oceanography* 50, 398–403.
- Steffen W., Sanderson A., Tyson P.D., Jager J., Matson P.A., Moore III B., *et al.* (2004) Global change and the Earth System. A planet under pressure. The IGBP Series, Springer, Berlin.
- Strahler A.N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions, American Geophysical Union* 38, 913–920.
- Strahler A.N. (1952) Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *Geological Society of America Bulletin* 63, 1117.
- Stubbington R., Wood P.J. & Boulton A.J. (2009) Low flow controls on benthic and hyporheic macroinvertebrate assemblages during supra-seasonal drought. *Hydrological Processes* 23, 2252–2263.
- Suberkropp K. (1998) Effect of dissolved nutrients on two aquatic hyphomycetes growing on leaf litter. *Mycology Research* 102, 998–1002.

Szeląg-Wasielewska E. (1999) Autotrophic picoplankton dynamics in a small shallow lake. In: *Shallow Lakes*. pp. 301–306. *Springer*.

Tachet Henri, Richoux F, Bournaud M & Usseglio-Polatera P (2010) *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS, Paris (FR). 587 p.

Tank J.L., Rosi-Marshall E.J., Griffiths N.A., Entekin S.A. & Stephen M.L. (2010) A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 118–146.

Tansley A.G. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284–307.

Team RDC (2008) R a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R foundation for statistical computing.

Tello A., Corner R.A. & Telfer T.C. (2010) How do land-based salmonid farms affect stream ecology? *Environmental Pollution* 158, 1147–1158.

Thion C., Cébron A., Beguiristain T. & Leyval C. (2012) Long-term in situ dynamics of the fungal communities in a multi-contaminated soil are mainly driven by plants. *FEMS Microbiology Ecology* 82, 169–181.

Thomas K., Chilvers G.A. & Norris R. H. (1991) Changes in concentration of aquatic hyphomycete spores in Lees Creek, ACT, Australia. *Mycology Research* 95, 178–183.

Thornton D.R. (1963) The physiology and nutrition of some aquatic hyphomycetes. *Gen. Microbiol.* 33, 23–30.

Thorp J.H. & DeLong M.D. (1994) The Riverine Productivity Model: An Heuristic View of Carbon Sources and Organic Processing in Large River Ecosystems. *Oikos* 70, 305.

Torremorell A., Llames M.E., Pérez G.L., Escaray R., Bustingorry J. & Zagarese H. (2009) Annual patterns of phytoplankton density and primary production in a large, shallow lake: the central role of light. *Freshwater Biology* 54, 437–449.

Touchart L. (2007) *Géographie de l'étang. Des théories globales aux pratiques locales*. L'Harmattan, Paris. 228 p.

Touchart L. & Bartout P. (2010) The influence of monk equipped ponds on the quality of basin head streams, the example of water temperature in Limousin and Berry (France). *Lakes reservoirs and ponds - Romanian Journal of Limnology* 4, 81–108.

Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater biology* 31, 265–275.

Trintignac P. & Kerleo V. (2004) Impacts des étangs à gestion piscicole sur l'environnement. Syndicat mixte pour le développement de l'aquaculture et de la pêche en pays de la Loire. 68 p.

Union Européenne (2000) Directive 2000/60/CE du parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.

Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M.J., Schierup H.-H., Christoffersen K. & Lodge D.M. (2003) From Greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnology and Oceanography* 48, 1408–1418.

- Vanacker M. (2016) Les points de basculement dans les étangs piscicoles : Relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité. AgroParis Tech. 258 p.
- Vander Vorste, R., Mermillod-Blondin, F., Hervant, F., Mons, R., Forcellini, M. & Datry, T. (2016) Increased depth to the water table during river drying decreases the resilience of *Gammarus pulex* and alters ecosystem function. *Ecohydrology*, 9, 1177-1186. doi: 10.1002/eco.1716
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 130–137.
- Vinebrooke R.D., Cottingham K.L., Norberg J., Scheffer M., Dodson S.I., Maberly S.C., *et al.* (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos* 104, 451–457.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., *et al.* (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo A. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., *et al.* (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467, 555–561.
- W**allace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L. & Webster J.R. (1999) Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs* 69, 409–442.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L. & Webster J.R. (1997) Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277, 102–104.
- Wallace J.B. & Webster J.R. (1996) The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology* 41, 115–139.
- Ward J.V. & Stanford J.A. (1984) The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: Dynamics of lotic ecosystems. pp. 29–42. T. D. Fontaine and S. M. Bartell. Ann. Arbor. Sciences.
- Waringer J. & Graf W. (2011) *Atlas of Central European Trichoptera Larvae*, Erik Mauch Verlag. Germany.
- Wasson J.C., Chandesris A., Pella H. & Blanc L. (2002) Typology and reference conditions for surface waterbodies in France: the hydro-ecoregion approach. In: *Typology and ecological classification of lakes and rivers*, Helsinki. pp. 37–41. Tema Nord 2002: 566.
- Webster J.R. & Meyer J.L. (1997) Stream organic matter Budgets: An introduction. *Journal of the North American Benthological Society* 16, 3–13.
- Wetzel R.G. (1983) Periphyton of freshwater ecosystems. Dev. Hydrobiol., Junk publishers. 346 p.
- Wezel A., Robin J., Guerin M., Arthaud F. & Vallod D. (2013) Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 43, 210–218.
- White P.J. & Hammond J.P. (2009) The Sources of Phosphorus in the Waters of Great Britain. *Journal of Environment Quality* 38, 13.

- Williams D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters.*, Oxford University Press. Oxford. 337 p.
- Wipfli M.S., Richardson J.S. & Naiman R.J. (2007) Ecological linkages between headwaters and downstream ecosystems: transport of organic matter, invertebrates, and wood down headwater channels¹. *Wiley Online Library*.
- Woodward G., Gessner M.O., Giller P.S., Gulis V., Hladyz S., Lecerf A., *et al.* (2012) Continental-Scale Effects of Nutrient Pollution on Stream Ecosystem Functioning. *Science* 336, 1438–1440.
- Xiao Y., Mignolet C., Mari J.-F. & Benoît M. (2014) Modeling the spatial distribution of crop sequences at a large regional scale using land-cover survey data: A case from France. *Computers and Electronics in Agriculture* 102, 51–63.
- Zanden M.J.V. & Rasmussen J.B. (1999) Primary consumer d13C and d15N and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80, 1395–1404.
- Zar J.H. (1996) *Biostatistical Analysis* Prentice-Hall, Eryelwood Cliffs, N.J. 663 p.

VALORISATION SCIENTIFIQUE DES TRAVAUX DE THÈSE

Liste des publications

Internationales

Four B, Arce E, Danger M, Gaillard J, Thomas M, Banas D (2017) *Catchment land use-dependent effects of barrage fishponds on the functioning of headwater streams*. *Environmental Science and Pollution Research*. (Accepted)

Four B, Thomas M, Arce E, Cébron A, Danger M, Banas D. *Fishpond dam affect leaf litter processing and associated detritivore communities in temporary, forested headwater streams*. (In revision in *Freshwater Biology*)

Four B, Thomas M, Angeli N, Perga ME, Banas D. *Fishpond influence isotopic niche and assimilation of resources by benthic invertebrates in temporary headwater streams*. (In prep.)

Four B, Le Carrer B, Chaud P, Arce E, Danger M, Thomas M, Banas D. *Is better management of fishpond dams can reduce the effect of fishponds on invertebrate communities in temporary headwater streams*. (In prep.)

Liste des communications orales

Internationale

Four B, Arce E, Danger M, Thomas M, Banas D. 2015. *Biological and functional effects of fishponds on headwater streams: first results for a better understanding of interactions between lentic and lotic systems*. SEFS 9 2015, 5-10 July, 2015, Geneva, Oral.

Nationales

Four B, Arce E, Thomas M, Banas D. 2015. *Effets des étangs de barrage sur le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin versant Lorrains*. Journées scientifiques de la Zone Atelier Moselle, 13-14 mai 2015, Metz, Oral.

Four B, Thomas M, Namokel Y, Le Carrer B, Banas D. 2016. *Impact des étangs sur les communautés de macro-invertébrés benthiques des ruisseaux forestiers et temporaires de plaine*. Zone Atelier Moselle, 10-11 mai 2016, Dieuze, Oral.

Liste des communications affichées

Séminaire de l'école doctorale

Four B, Arce E, Iuretig A, Thomas M, Banas D. 2015. *Effets des étangs de barrage sur le fonctionnement biologique des cours d'eau de tête de bassins versants forestiers*. Séminaire de l'école doctorale RP2E, 28 janvier 2015, Poster primé.

Effet des étangs de barrage à vocation piscicole sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin dans des contextes environnementaux différents.

– Le cas des étangs de plaine en Lorraine –

La France compte de nombreux étangs (environ 251 000), construits le plus souvent par l'aménagement d'un barrage sur un cours d'eau de tête de bassin, dans des fonds de vallées argileux, pour la production de poissons. La Lorraine est une région riche en étangs et ces derniers sont le plus souvent localisés sur des cours d'eau temporaires dans des bassins versants agricoles et/ou forestiers. Ces cours d'eau ont un fonctionnement écologique basé sur l'intégration, par les réseaux trophiques détritiques, des ressources organiques allochtones. Or, les étangs constituent des zones lenticules biogènes : la matière organique (MO) autochtone (constituée entre autres par le plancton, les macrophytes, les fèces produits par le biote) peut modifier les équilibres – souvent fragiles – de ces écosystèmes aquatiques de tête de bassin. L'objectif de ce travail de thèse est d'étudier l'influence des étangs de barrage sur le recyclage et l'intégration de la MO allochtone et autochtone par les réseaux trophiques basaux aquatiques des cours d'eau de tête de bassin.

Premièrement, ce travail a porté sur l'étude de la décomposition des litières (et des communautés associées) en amont et en aval d'étangs localisés sur des bassins soit agricoles, soit forestiers. Nos résultats mettent en exergue l'intérêt de la prise en compte de l'occupation du sol sur le bassin versant pour appréhender au mieux l'effet des étangs sur les processus de décomposition des litières. Nous montrons ainsi que l'étang de barrage entraîne une diminution de la vitesse de décomposition des litières, en lien notamment avec une diminution de la biomasse fongique, uniquement dans les cours d'eau en milieu agricole. Sur les cours d'eau forestiers, ce sont essentiellement les communautés de macro-invertébrés qui semblent influencées, et de manière plus marquée qu'en milieu agricole, avec une diminution des taxons les plus sensibles aux pollutions organiques. Puis, nous avons cherché à préciser les processus de décomposition des litières dans les cours d'eau temporaires de tête de bassin versant entravés ou non par un étang. Notre choix s'est porté sur les cours d'eau en milieu forestier afin de limiter les effets confondants liés à d'autres perturbations humaines. Dans ces conditions, nos résultats montrent que la présence d'un étang tend à augmenter la vitesse de décomposition des litières. Cela serait dû à un meilleur conditionnement des litières et également à une modification des communautés de décomposeurs en aval de l'étang. En revanche, l'effet de l'étang sur l'intégration des ressources allochtones par les réseaux trophiques détritiques nécessite la prise en compte des conditions hydrologiques se présentant à l'aval du barrage. Il s'agit là d'un résultat original révélant que l'impact de l'étang est plus marqué sur les communautés de décomposeurs et sur leur action de dégradation des litières lorsque le cours d'eau passe en régime permanent à l'aval de l'étang. Enfin, nous nous sommes intéressés à la modification des niches trophiques à partir de l'étude des signatures isotopiques des communautés de macro-invertébrés de cours d'eau entravés ou non par un étang. Nos résultats montrent que l'étang influence majoritairement les signatures isotopiques des biofilms et des matières en suspension. En lien avec cette observation, nous remarquons que les niches isotopiques des différentes guildes trophiques de macro-invertébrés sont modifiées à l'aval de l'étang. Ce résultat souligne ainsi que l'ensemble des guildes trophiques ici étudiées consomment et intègrent les ressources autochtones produites au sein même de l'étang.

Pour résumer, ce travail a mis en évidence les interactions complexes entre étang et cours d'eau de tête de bassin. Il souligne de fait la nécessité de prendre en compte l'occupation du sol sur les bassins versant et le régime hydrologique du cours d'eau pour conclure sur l'effet de l'étang sur le fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin.

Mots clés : Plan d'eau ; décomposition des litières ; invertébrés ; fonctionnement des hydrosystèmes ; isotopes stables

Extensive fishpond dam effects on ecological headwater stream functioning in different environmental contexts

– A case study of fishpond dams in the Lorraine plain –

In France there are more than 250,000 ponds. Most often, they are dam reservoirs constructed on headwater streams in clay valleys for fish production and thus named fishponds. In Lorraine region, most of the numerous fishponds are located on temporary streams (*i.e.* periodically dry during summer time) in agricultural and/or forested catchments. These streams have an ecological functioning based on the integration of allochthonous organic matter (OM) resources by the basal detrital food webs. Yet, fishponds constitute biogenic lentic systems that favor autochthonous OM production (*e.g.* plankton, macrophytes, faeces). Consequently, fishponds could disrupt the fragile balances in these headwater stream ecosystems. The goal of my thesis was to study the effect of fishpond on the recycling and the integration of allochthonous and autochthonous OM by the aquatic food webs within headwater streams.

First, we studied the litter decomposition (and the associated communities) between upstream and downstream fishponds located in agricultural or forested catchments. Our results indicate the needs to take into account the catchment land uses to grasp the fishpond effect on litter decomposition. We found that in agricultural catchments fishponds lead to a decrease of the litter breakdown rate in association with a fungal biomass decrease. In forested catchments, the macro-invertebrate assemblages are more affected than in agricultural catchments, showing a decrease of the most sensitive taxa to organic pollution. Secondly, we focused on litter processes in temporary headwater streams hampered or not by a fishpond. To this end, we worked on forest streams to exclude confounding anthropogenic effects. In this environment our results indicate that the presence of a fishpond tends to increase litter breakdown rate. It can be related with a better litter conditioning and to the shredder assemblage's modification downstream from the fishpond. Furthermore, fishpond effect on the integration of allochthonous resources by food webs was found to be highly dependent on hydrological conditions downstream from the fishpond. This original result highlights that the impact of the fishpond seems to be greater on the shredder assemblages and on their litter breakdown activities when the stream show important hydrological modifications (*i.e.* become permanent downstream from the fishpond). Finally, in order to analyze the modification of trophic niches, we studied benthic macroinvertebrate isotopic signatures in streams hampered or not by a fishpond. Our results indicate that fishpond mainly influenced the isotopic signatures of biofilms and suspended OM. In line with this result, isotopic niches of the different macro-invertebrate trophic guilds are also modified downstream from the pond. Consequently we may suggest that all the studied trophic guilds consume and integrate autochthonous resources produced into the fishpond.

In summary, our work highlights complex interactions between fishpond and headwater streams and underlines the needs to take into account the catchment land use and the stream hydrology before concluding on the fishpond effect on stream functioning.

Keyword: barrage fishpond; shallow lake; litter decomposition; invertebrates; hydrosystem functioning; stable isotopes